ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 89

9

СЕНТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

УДК 581.4 : 582.766

© **И. А. Савинов**

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ СЕМЕЙСТВА *CELASTRACEAE*

I. A. SAVINOV. THE COMPARATIVE MORPHOLOGY OF REPRODUCTIVE ORGANS IN THE CONTEXT OF TAXONOMY OF *CELASTRACEAE* FAMILY

Государственный Дарвиновский музей
117292 Москва, ул. Вавилова, 57
Факс (095) 135-33-86
E-mail: ivsav@darwin.museum.ru
Поступила 09.12.2003
Окончательный вариант получен 18.02.2004

Проанализированы современные проблемы систематики сем. *Celastraceae*. Выявлено, что в его таксономии слабо были использованы признаки структуры репродуктивных органов — соцветий, плодов и семян. Приведены результаты комплексного сравнительно-морфологического и анатомического исследования соцветий, плодов и семян представителей около половины родов и десятой части видов бересклетовых мировой флоры и определены основные направления специализации их репродуктивных органов. Выявлены таксономические значимые признаки и аргументирована целесообразность их применения в систематике семейства. В заключение предложены некоторые коррективы существующей системы семейства.

Ключевые слова: репродуктивные органы, соцветия, плоды, семена, сериальные комплексы, кладистический анализ, метод SYNAP, сем. *Celastraceae*.

Объем и родственные связи сем. *Celastraceae* R. Br. s. l. (incl. *Hippocrateaceae* A. Juss.) уже на протяжении почти двух столетий остаются предметом оживленных дискуссий между систематиками. Сем. *Hippocrateaceae* было установлено в 1811 г. A. Jussieu, а тремя годами позднее R. Brown описал сем. *Celastraceae*. Brown был хорошо осведомлен, что его новый «порядок» (семейство в нашем понимании) близок к *Hippocrateaceae*, и не исключал возможности, что впоследствии они будут объединены. Однако с тех пор одними исследователями эти группы рассматривались в качестве двух самостоятельных семейств (De Candolle, 1825; Lindley, 1853; Loesener, 1942a, b), а другими — как одно сем. *Celastraceae* s. l., что было впервые предложено G. Hooker (Bentham, Hooker, 1867; Baillon, 1877; Ding Hou, 1962, 1964; Robson, 1965). Мнение Hooker относительно положения *Hippocrateaceae* не было поддержано J. Miers (1873), который суммировал основные отличия этой группы от *Celastraceae* s. str., касающиеся 3-членного андроцея, связи нектарного диска с завязью и основаниями тычинок, экстрорзных или латеральных пыльников, структуры плода и семени. Споры сторонников обеих точек зрения продолжаются и по сегодняшний день.

Большинство современных ботаников (Melchior in Engler, 1964; Hutchinson, 1969; Тахтаджян, 1966, 1987; Takhtajan, 1997; Dahlgren, 1980; Cronquist, 1981; Goldberg, 1986; Thorne, 1992) принимают с незначительными изменениями систему *Celastraceae* s. l., разработанную Th. Loesener (1942a, b) более 60 лет назад и основанную, таким образом, на тогдашнем уровне наших знаний о морфологии и биологии бересклетовых. Вместе с тем за последние полвека накопились значительные сведения по структуре вегетативных органов (Metcalfe, Chalk, 1950; Анели, 1962; Hartog, Baas, 1978; Archer, Wyk, 1993a, b) и цветка (Croizat, 1947; Berkeley, 1953; Douglas, 1957; Robson, 1965), а также данные по эмбриологии (Adatia, Gavde, 1962; Наумова, 1979, 1987; Поддубная-Арнольди, 1982; Tobe, Raven, 1993), палиноморфологии (Ding Hou, 1969; Lobreau, 1969; Lobreau-Callen, 1975, 1976; Lobreau-Callen, Lugardon, 1972—1973; Archer, Wyk, 1992), структуре семян (Corner, 1976), палеоботанике (Ахметьев, 1987), кариологии (Darlington, Wylie, 1955) и хемосистематике бересклетовых (Hegnauer, 1964; Бандюкова, Сергеева, 1977). В последние годы группой активно интересуются кладисты и молекулярные систематики. Предлагаемые ими таксономические решения весьма кардинальны (Simmons, Hedin, 1999; Simmons et al., 2001a, b): они считают классификацию сем. *Celastraceae* s. str. (Loesener, 1942a) и сем. *Hippocrateaceae* (Halle, 1962) искусственной. Все это, безусловно, определяет необходимость пересмотра существующей системы таксона.

Таким образом, к нерешенным проблемам и трудностям систематики и филогении сем. *Celastraceae* можно отнести следующие.

1. Необходимость выявления случаев параллельной эволюции. Важным инструментом работы систематика является закон гомологических рядов Н. И. Вавилова (1987), который к тому же обладает высокой прогностической ценностью.

2. Вопрос о гомологичных признаках и структурах. В современных филогенетических построениях используются эмпирические критерии гомологии, установленные A. Remane (1956), а также методы SYNAP и кладистического анализа.

3. Разногласия по поводу объема отдельных родов. При широком понимании в семействе насчитывается всего 50—60 родов, при узком — около 100. Ревизии многих линнеевских родов предпринимались неоднократно, причем одни авторы трактовали их в широком смысле, тогда как другие выделяли разное число самостоятельных родов (например, Nakai, 1934, 1943). На наш взгляд, это объясняется слабой изученностью строения репродуктивных органов бересклетовых, а как следствие этого недостаточным использованием при анализе морфологических данных. Это отчасти касается и кладистических методов.

4. Неопределенность таксономического статуса отдельных родов (*Siphonodon*, *Cheiloclinium*, *Sarawakodendron*, *Campylostemon* и др.) в системе всего семейства. Некоторые из них занимают промежуточное положение между *Hippocrateaceae* и *Celastraceae* s. str. (Ding Hou, 1967). Некоторые из этих родов обладают, на наш взгляд, достаточной качественной обособленностью (степенью далеко зашедшей дивергенции) для их выделения в отдельное подсем. *Sarawakodendroideae* (Савинов, 2002a).

Итак, имеется потребность в разработке нового подхода к решению проблем филогении группы с привлечением данных важного раздела современной морфологии растений — сравнительной анатомии плодов и семян. Следует отметить, что данные карпологии с успехом используются при выявлении таксономически значимых признаков (Меликян, 1984). В отношении бересклетовых они явно недостаточны (Gaertner, 1791; Netolitzky, 1926; Corner, 1976) — исследовано около 15 видов из 12 родов сем. *Celastraceae*.

Нам также представляется необходимым использование в систематике сем. *Celastraceae* в качестве важных дополнительных признаков особенности структуры соцветий. Это тем более становится очевидным, когда знакомишься с работами других авторов по этой проблеме. Дело в том, что многие исследователи при описании соцветий бересклетовых используют термины физиономического подхода (соцветия метельчатые, собранные в пучки, в виде щитковидных полузонтиков и т. д.), что не позволяет провести комплексное сравнительно-морфологическое исследование для разных видов и родов. Мы в данном случае следуем типологическому подходу (Troll, 1964; Weberling, 1989).

Материал и методика

Анализ структуры соцветий был проведен в основном на материалах гербариев (LE, MW, MHA, KW), а также по наблюдениям за растениями, произрастающими в коллекциях Главного ботанического сада (ГБС) РАН. Всего по методике Troll (1964) были изучены цветоносные побеги у 153 видов, относящихся к 37 родам.

Образцы плодов и семян 105 видов из 38 родов были получены из отечественных и зарубежных ботанических садов, гербариев (LE, MHA, KW, MOSP) и карпологических коллекций (Ботанический музей БИН РАН, кафедра высших растений МГУ); для некоторых видов *Euonymus*, *Celastrus* и *Maytenus* были собраны автором с живых растений в Дендрарии ГБС РАН, Никитском ботаническом саду, Субтропическом ботаническом саду Кубани, дендропарке «Южные культуры», а также в природе — центре Европейской России, Южном берегу Крыма, Черноморском побережье Краснодарского края. Морфологические описания плодов и семян были составлены согласно общепринятым методикам с использованием соответствующей терминологии (Бондарцев, 1956; Меликян, Девятов, 2001). Анатомия плодов и семян изучена по общепринятой методике (Прозина, 1960) на поперечных срезах в средней части зрелых органов с приготовлением временных препаратов. Для исследования ультраскульптуры поверхности был использован сканирующий электронный микроскоп «HITACHI S-405A» лаборатории электронной микроскопии МГУ.

При анализе полученных данных по структуре репродуктивных органов бересклетовых были использованы кладистический метод (Camin, Sokal, 1965 — цит. по: Павлинов, 1989) и метод SYNAP (Байков, 1999).

Результаты проведенных ранее нами исследований отражены в ряде публикаций (Гуленкова, Савинов, 1997; Савинов, 1998, 2002а—в, 2003; Меликян, Савинов, 2000; Костина, Савинов, 2002).

Результаты и их обсуждение

1. Структура соцветий и сериальных комплексов и основные направления их преобразований.

По положению на побегах текущего года соцветия бересклетовых делятся на две группы — интеркалярные и терминальные, причем для большинства изученных представителей характерен первый тип. Вместе с тем во многих родах сем. *Celastraceae* можно наблюдать оба типа расположения цветков, хотя частота их встречаемости различна. Такое перекрывание признаков у разных видов рода позволяет выстраивать морфологические ряды, в которых крайние варианты — верхушечные и интеркалярные соцветия — связаны переходными формами. Это является необходимым условием установления гомологии у растений (Кузнецова, 1986; Байков, 1999). Важно также отметить, что между видами разных родов существуют качественные различия, главное из которых — характер завершения оси цветоносного побега (наличие терминального цветка или продолжение нарастания). Терминальное положение цветков встречается в родах *Celastrus* (Ser. *Paniculati*), *Tripterygium*, *Bhesa*, *Mortonia* (Костина, Савинов, 2002). Было выявлено также разнообразие структуры пазушных соцветий — паракладиев (8 типов): простой дихазий, многочленный дихазий, зонтиковидный дихазий, закрытый тирс с сильно разветвленными паракладиями, закрытая кисть, закрытый колос, тирсовидная метелка, открытый интеркалярный тирс. Редукционные явления в области соцветий выражены очень хорошо, причем в некоторых случаях (например, австралийский вид аридных районов *Psammomoya ephedroides*) одиночные цветки расположены в пазухах редуцированных листьев. Было выделено два основных способа перестройки цветоносных побегов бересклетовых: 1) пазушные цимозные группировки переходят в тирсоидные или рацемозные соцветия, возможен и переход в обратном направлении; 2) интеркалярное расположение цветков переходит к верхушечному с последующим завершением главной оси терминальным цветком. По-видимому, второй способ носит у бересклетовых однонаправленный характер. Такие модели перестроек цветоносных побегов подтверждаются использованием критерия переходных форм (Remane, 1956).

Рассмотрим теперь возможность применения критериев гомологии (Remane, 1956) при анализе строения сериальных комплексов (далее — СК) бересклетовых, формирующихся как в вегетативной сфере, так и в области соцветий. СК различаются своими размерами, а также структурно и функционально (рис. 1). Поскольку они имеют разную степень специализации, необходимо учитывать все особенности их строения в пределах одноосного побега (см. также Кузнецова, 1986).

Проведенный нами структурный анализ СК бересклетовых позволил предположить возможные направления их трансформации. Исходным типом, по-видимому, следует считать СК, состоящий из 2 почек, расположенных в пазухе листа. Впоследствии из одной формируется пазушный цветонос, а вторая превращается в вегетативный побег. У многих видов аридных районов Земли (из родов *Maytenus*, *Gymnosporia*, *Wimmeria*, *Putterlickia*) один побег (в ряде случаев — оба) превращается в колючку. Отметим при этом, что, согласно исследованиям M. Jordaan, A. Wyk (2003), *Gymnosporia* отличается от близкого рода *Maytenus*, в частности, наличием колючек и брахибластов — у видов *Maytenus* они не образуются. Возможен и еще один вариант — в пазухе листа в течение нескольких лет формируется брахибласт, несущий соцветия (или одиночные цветки). Специализация вегетативного побега — колючки — и в дальнейшем может быть связана с формированием на нем пазушных брахибластов, также несущих соцветия (*Catha heyneana* Walq., *Maytenus senegalensis* (Lam.) Exell, syn. *Gymnosporia senegalensis* (Lam.) Loes.). Дополнительные СК могут представлять из себя цветоносы, что можно наблюдать в подроде *Kalonymus* рода *Euonymus*, а также в роде *Tripterygium*.

2. Сравнительная морфология и анатомия плодов и семян и основные направления их преобразований.

Одной из первоочередных задач проводимого исследования было определение типов плодов, характерных для представителей семейства. Были проанализированы как внешние признаки плода, так и особенности анатомического строения перикарпия. Таким образом, было установлено большое структурное разнообразие плодов в семействе: локулицидные или невскрывающиеся одно-, олиго- и многосеменные коробочки, ягодообразные, ореховидные, пиренарии, ягоды, дробные (Меликян, Савинов, 2000). Явление параллелизма в морфологической эволюции плодов бересклетовых представлено очень широко. Так, коробочки формируются в

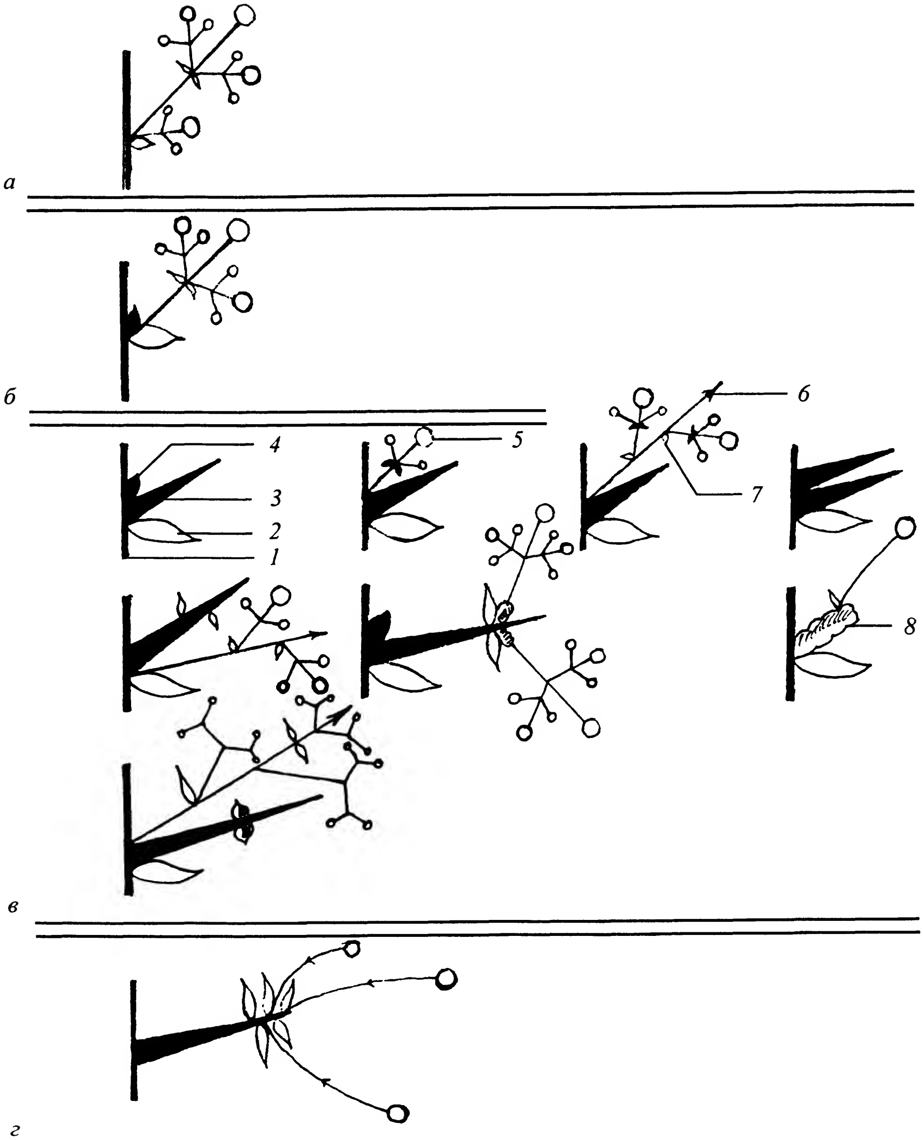


Рис. 1. Разнообразие структуры сериальных комплексов в некоторых родах сем. *Celastraceae*.

а — роды *Euonymus*, *Tripterygium*, *б* — род *Celastrus*, *в* — роды *Maytenus*, *Gymnosporia*, *Putterlickia*, *г* — род *Wimmeria*. Условные обозначения: *1* — многолетняя ось — побег, *2* — нормальный лист, *3* — колючка, *4* — почка, *5* — цветок, *6* — продолжение нарастания цветоносного побега, *7* — брактея, *8* — брахибласт.

трибах *Euonymeae* и *Celastreae*, пиренарии — в трибах *Cassineae* и *Hippocrateae*. Вместе с тем отдельные группы *Celastraceae* характеризуются только одним специализированным типом плода, как например ореховидные плоды в подсем. *Tripterygioideae*, дробные — в подсем. *Hippocrateoideae* (рис. 2).

Разнообразие структуры перикарпия в семействе очень велико и отражает разную степень продвинутости его представителей и приспособления к разным агентам диссеминации (эндозоохория, эпизоохория, синзоохория, анемохория, гидрохория). Перикарпий из 8—9 слоев у представителей подсем. *Tripterygioideae*, ли-

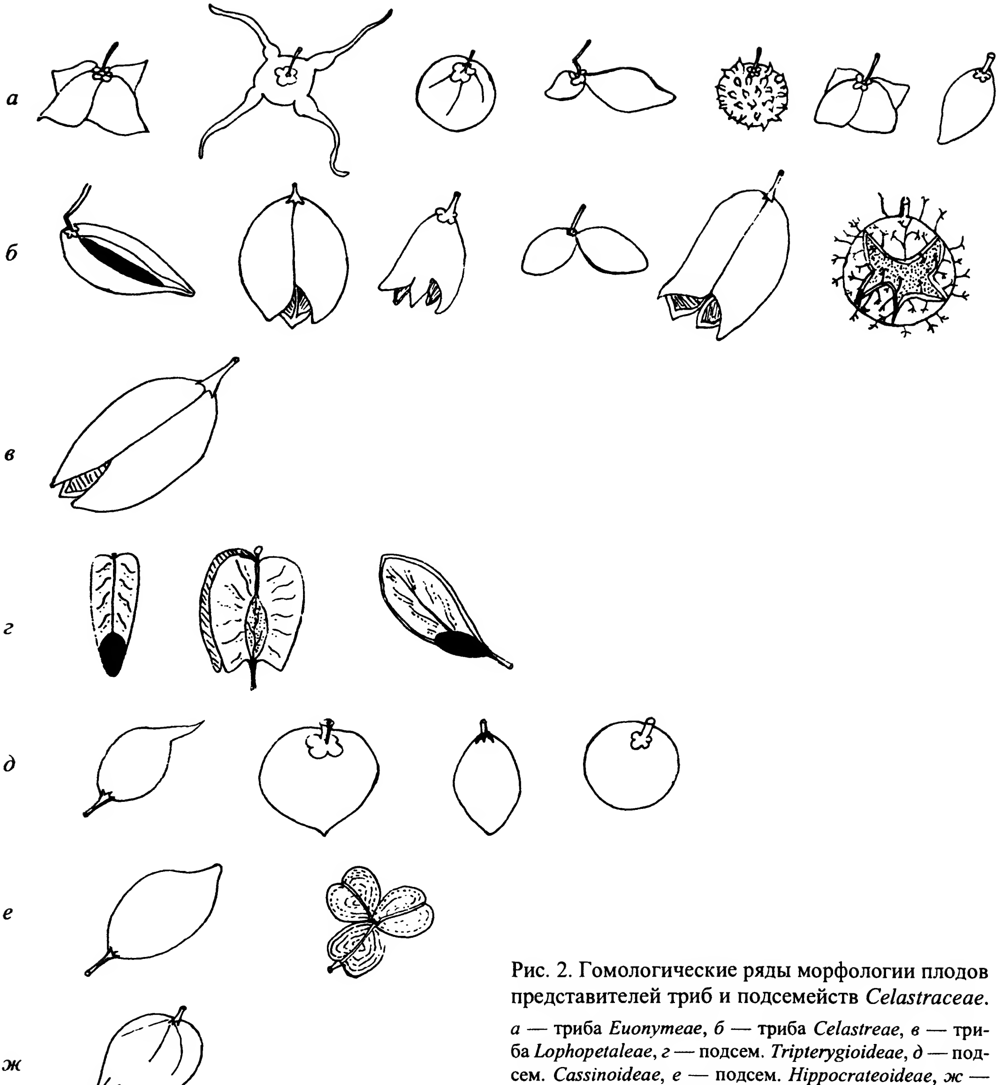


Рис. 2. Гомологические ряды морфологии плодов представителей триб и подсемейств *Celastraceae*.

а — триба *Euonymeae*, *б* — триба *Celastreae*, *в* — триба *Lophopetaleae*, *г* — подсем. *Tripterygioideae*, *д* — подсем. *Cassinoideae*, *е* — подсем. *Hippocrateoideae*, *ж* — подсем. *Siphonodontoideae*.

бо (обычно) из 15—35 слоев, хорошо дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий однослойный, очень редко (*Otherodendron japonica* (Franch. et Savat.) Makino) — двуслойный, представлен квадратно-прямоугольными на поперечном срезе клетками, с утолщенными наружной и боковыми стенками. У *Otherodendron japonica* под слоем очень мелких, тонкостенных клеток расположен слой крупных, с более или менее равномерно утолщенными стенками клеток. Нередко на поверхности перикарпия выражены разнообразные кроющие трихомы (простые одноклеточные — *Euonymus maximowicziana* Prokh., либо звездчатые многоклеточные — *Polycardia echinata* Forst.). У ряда представителей клетки экзокарпия с папиллами — *Euonymus europaea* L., *E. czernjaevii* Klok., *E. velutina* Fisch. et Mey., *E. verrucosoides* Loes. Слой кутикулы на поверхности перикарпия тонкий, равномерный или в виде глыбок. Мезокарпий паренхимный, иногда дифференцирован на 1—3 слоя гиподермы и собственно паренхиму из 5—35 слоев клеток, обычно флобафенсодержащих. Нередко в мезокарпии также выражены гутта-каналы (особенно у видов *Euonymus*), небольшие полости, отдельные идиобласты с включениями, иногда группы склереид (*Celastroideae*, *Hippocrateoideae*). У большинства изученных представителей в мезокарпии встречаются многочисленные дериваты проводящих пучков. Эндокарпий чаще дифференцирован на 2—8 слоев макросклереид, расположенных в тангентальном (*Euonymus obovata* Nutt., виды *Celastrus*) или в радиальном направлении (*Euonymus semenovii*, виды *Maytenus*, *Gymnosporia*, *Paxistima*); внутреннюю зону в виде одного, реже (виды *Celastrus*) 2—3 слоев тонкостенных или с равномерно утолщенными стенками клеток. У пиренариев мезо- и эндокарпий сильно склерифицированы и образуют косточку (*Siphonodon*, *Cassine*, *Mystroxylon*, *Salacia*). Вообще, топография механической ткани в перикарпии — один из важнейших признаков в семействе. Так, у архаичных представителей она состоит из отдельных групп склереид, расположенных диффузно (*Euonymus laxiflora* Champ., *Glyptopetalum*, *Microtropis gracilipes* Merr. et Metc.), у других — в виде дериватов проводящих пучков (*Euonymus hemsleyana* Loes., *E. acanthocarpa* Franch.) или формирует эндокарпий (у большинства).

Упомянутые выше критерии гомологии могут быть использованы при решении вопроса о возможных направлениях эволюции плодов бересклетовых. Полагаю, что ореховидные и дробные плоды, а также пиренарии и ягоды представляют собой производные исходного типа — локулицидной многосеменной коробочки.

Данные по морфологии семян, и особенно семенным покровам бересклетовых, имеющиеся в литературе, весьма противоречивы. Именно это побудило нас уточнить терминологию, используемую разными авторами (Савинов, 2001). Выделено 3 типа семенных покровов у представителей сем. *Celastraceae*.

1. Саркотеста — мясистые периферические слои семенной кожуры как приспособление к эндозоохории. Она является производной экзотесты (*Perrottetia*), мезотесты (*Otherodendron japonica*) и всей тесты, в этом случае происходит усиление механической функции экзотегмена (*Salacia*, *Cheiloclinium*).

2. Присемянники: различные по происхождению и строению мясистые, реже пленчатые или кожистые, симметричные или асимметричные выросты на семенах, служащие главным образом для эпи- и синзоохории. По степени обрамления семени (рис. 3) присемянники можно разделить на цельные (почти целиком облегают семя, как у многих видов *Euonymus*, *Celastrus*), волосовидно-раздельные (*Sarawakodendron*), многораздельные (*Polycardia phyllanthoides* (Lamk.) DC) и воротничковые, или частичные. Последние в свою очередь делятся на валиковидные, или базальные (присемянник занимает не более 1/8 длины семени, как у многих видов *Maytenus*, *Polycardia echinata*), гребешковидные (присемянник имеет боковое расположение по отношению к оси семени, как у видов ряда *Semenovianae* Prokh. рода *Euonymus*), чашевидные (1/2 длины семени, как у видов *Gymnosporia*, *Euonymus verrucosa* Scop.) и купуловидные, или бокаловидные (2/3 и более длины семени, как у *Paxistima myrsinites* Rafin). В настоящее время ботаниками выявлено 3 разновидности присемянников, отмеченные и у бересклетовых: ариллусы, ариллоиды и ариллодии. Ариллусы чаще всего базальные, мясистые выросты фуникулуса семязачатка, лишенные каких бы то ни было вместилищ и васкулярной системы (виды *Maytenus*). Ариллоиды представлены двумя вариантами — карункулой и строфиолью. Карункула как экзостомный вырост наружного интегумента в микропилярной части семени отмечена нами у многих видов *Euonymus, Celastrus*. Строфиоль выявлена у *Denhamia obscura* (A. Rich.) Meissn. в виде небольшого выроста вдоль рафе. Эти структуры обычно имеют мелкие вместилища — полости и дериваты проводящих пучков. Ариллоиды частично или полностью обрамляют семя.

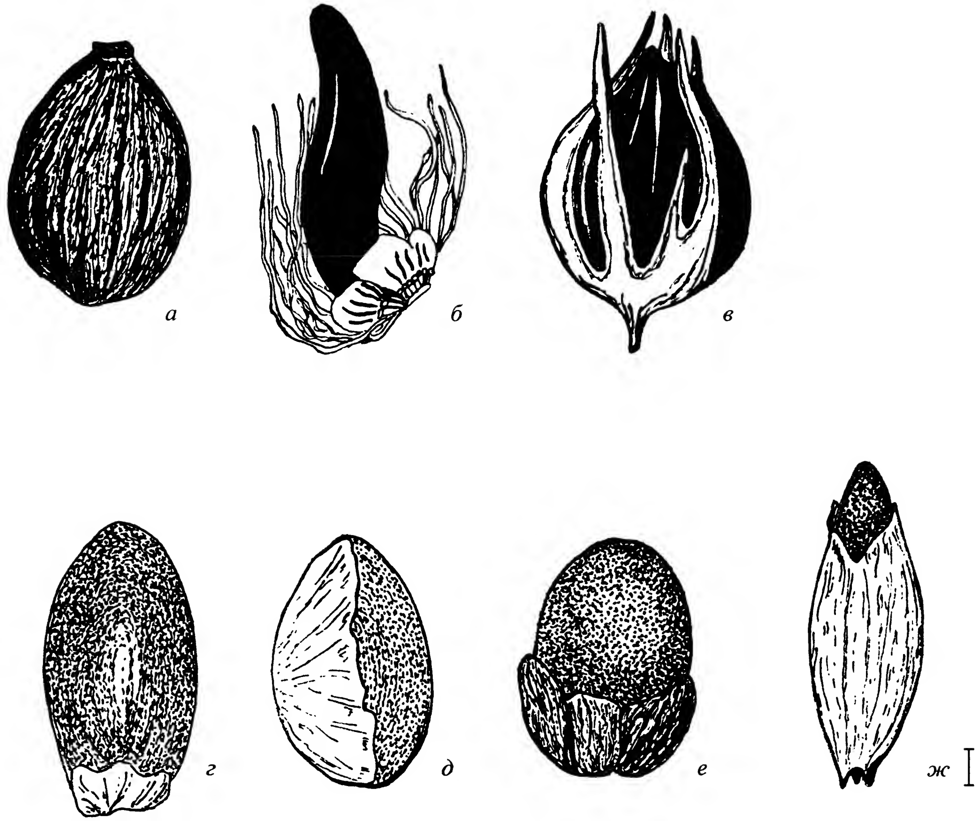


Рис. 3. Морфология присемянников представителей сем. *Celastraceae*.

а — цельный, *б* — волосовидно-раздельный, *в* — многораздельный, *г* — валиковидный (базальный), *д* — гребешковидный, *е* — чашевидный, *ж* — купуловидный (бокаловидный). Масштабная линейка — 1 мм.

Ариллодии имеют смешанное происхождение, сочетая фуникулярный ариллус с микропилярным ариллоидом (*Sarawakodendron filamentosum* Ding Hou).

3. Крыловидные выросты на семенах, служащие для анемохории. Они имеют разнообразную форму и локализацию (рис. 4): 1) семя с небольшим боковым крылом (*Catha edulis* Forsk., *Canotia holacantha* Torr.); 2) дисковидный вырост, облекающий семя (виды *Lophopetalum*); 3) с крылом, отходящим от апикального конца и сбоку от семени (с большим боковым крылом) — *Kokoona*, представители подсем. *Hippocrateoideae*. Обычно их образование происходит от фуникулуса и края микропиле.

По классическим критериям (Remane, 1956) можно устанавливать гомологии различных семенных покровов сем. *Celastraceae*, различающихся по месту и времени заложения в семязачатке, топографией, строением и функциями.

Семенная кожура у представителей семейства формируется обоими интегументами. В зрелом семени обычно хорошо дифференцируются теста и тегмен. Экзотеста 1-слойная, представлена квадратно-прямоугольными клетками с утолщенными наружными и часто радиальными стенками, с более или менее мощным слоем кутикулы. Клетки нередко имеют темную окраску, пропитываясь флобафенами. Мезотеста обычно немногослойная, от 3 до 5—6 слоев тонкостенных, иногда с несколько утолщенными стенками паренхимных клеток, хотя встречается и доволь-

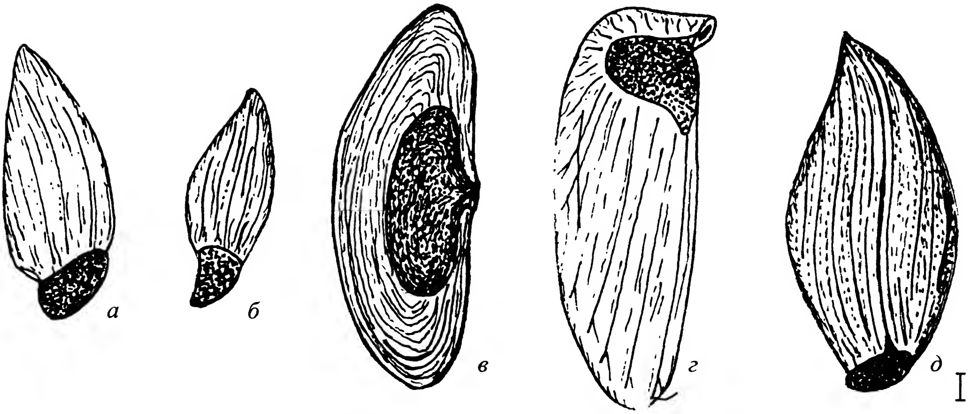


Рис. 4. Морфология крыловидных выростов семян.

а, *б* — с небольшим боковым крылом; *в* — с дисковидным крылом; *г*, *д* — с большим боковым крылом. Масштабная линейка — 1 мм.

но мясистая многослойная мезотеста (до 10 слоев у некоторых видов *Euonymus*). Эндотеста 1-слойная, не всегда хорошо выражена, в ее клетках отмечены друзы кристаллов оксалата кальция. У некоторых представителей (*Microtropis platyphylla* Merr., *Otherodendron japonica*, *Perrottetia alpestris* (Bl.) Loes., *P. racemosa* (Oliv.) Loes.) теста образует многослойную (10—12 слоев) мясистую саркотесту. Тегмен состоит из 3—6 слоев клеток, среди них обычно хорошо выражен экзотегмен, несущий основную механическую функцию (у *Acanthothamnus* в спермодерме сохраняется только слой экзотегмена). Экзотегмен представлен 1—3 слоями склереид или вытянутыми в тангентальном направлении 4—5 слоями волокон (*Celastrus orbiculata* Thunb.). Мезотегмен чаще образован 2—3 слоями сдавленных клеток, иногда (*Sarawakodendron*) он полностью разрушен. Эндотегмен облитерирован или имеет клетки с несколько утолщенными стенками (*Sarawakodendron*). Механическую функцию в спермодерме могут также выполнять отдельные клетки экзо- и мезотесты (*Euonymus glandulosus*).

У представителей подсем. *Tripterygioideae*, имеющих односеменные плоды, семенная кожура многослойная, особенно в ней выражены слои тестальной паренхимы. Клетки экзотегмена утолщены незначительно. Таким образом, у видов *Tripterygium*, *Plenckia*, *Zinowiewia*, *Wimmeria* формируется односкелетная система плод—семя, когда перикарпий выполняет функции защиты и диссеминации, а спермодерма — трофическо-гормональную роль (питание развивающегося зародыша). В подсем. *Hippocrateoideae* семенная кожура также многослойная, хорошо дифференцирована на 3 зоны тесты и 3 зоны тегмена, с крупноклеточной паренхимой мезотесты. Подобная структура наблюдается у представителей трибы *Lophopetaleae*, а также в роде *Sarawakodendron*. В сем. *Celastraceae* отмечено явление недоразвития зародыша (*Euonymus*, *Celastrus*, *Paxistima*); в то же время семена представителей трибы *Lophopetaleae* и подсем. *Hippocrateoideae* лишены эндосперма, а зародыш в них довольно крупный.

Исследованные виды хорошо различаются по указанным признакам. Распределение важнейших карпологических характеристик будет рассмотрено ниже. Из признаков ультраскульптуры поверхности плодов и семян анализировались следующие: форма клеток и характер их поверхности (первичная скульптура), отложение кутикулы (вторичная скульптура), обилие и форма гранул эпикутикулярного

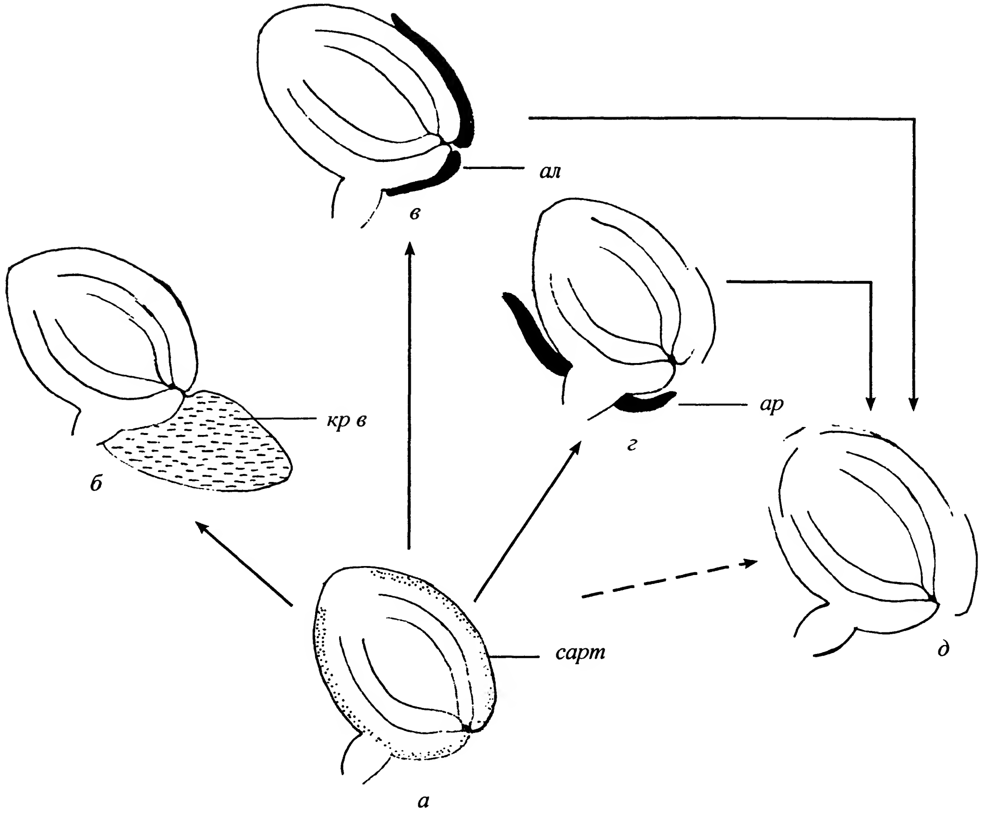


Рис. 5. Структурное разнообразие семян представителей сем. *Celastraceae* и возможные направления их эволюции.

а — семя с саркотестой, характерно для предковых форм семейства, а также триб *Euonymeae*, *Perrottetieae*, *Salacineae*; *б* — семя с крыловидными выростами (трибы *Celastreae*, *Lophopetaleae*, *Cassineae*, *Hippocrateae*); *в* — семя с ариллоидом (трибы *Celastreae*, *Euonymeae*); *г* — семя с ариллусом (трибы *Celastreae*, *Euonymeae*); *д* — семя без саркотесты, крыловидных выростов и присемянников (подсемейства *Tripterygioideae*, *Siphonodontoideae*, триба *Cassineae*). Условные обозначения: *ал* — ариллоид, *ар* — ариллус, *кр в* — крыловидный вырост, *сарт* — саркотеста.

воска (третичная скульптура). Такие признаки необходимо учитывать при анализе близких видов и родов, которые отличаются толщиной наружных стенок клеток экзокарпия и экзотесты, характером отложения кутикулы (ровным слоем или в виде глыбок), расположением гранул эпикутикулярного воска.

Отметим, что генеральные направления специализации плодов и семян бересклетовых обусловлены: 1) олигомеризацией и редукцией гомологических структур, 2) унификацией морфологического строения, 3) упрощением анатомического строения. Кроме того, мы полагаем, что примитивным бересклетовым были свойственны семена с саркотестой (рис. 5), а у продвинутых форм появились крыловидные выросты, ариллусы и ариллоиды. Эти придатки можно рассматривать как производные саркотесты. Наконец, крайний вариант редукции семенных покровов наблюдается в трибе *Cassineae*, подсемействах *Tripterygioideae* и *Siphonodontoideae*.

3. Таксономическая значимость признаков структуры репродуктивных органов.

При сравнении всех изученных видов, хорошо различающихся не только строением соцветий, плодов и семян, но также и структурой вегетативных органов и цветка, удалось установить признаки, имеющие важное систематическое значение.

При анализе структуры соцветий значение имеют такие признаки, как положение цветков на побеге (интеркалярное или терминальное); характер завершения оси цветоносного побега (закрытые и открытые соцветия); особенности строения паракладиев (8 структурных типов); степень развития сериальных комплексов в области соцветия.

К таксономически значимым признакам морфологии и анатомии плодов можно отнести следующие: тип плода, характер поверхности плода (опушение, крыловидные выросты, ребра и т. д.); дифференциация перикарпия на экзо-, мезо- и эндокарпий; общее число клеточных слоев; степень дифференциации перикарпия на ткани (наличие и степень развития склереид или волокон, их форма; степень развития паренхимных клеток; выраженность внутренней зоны эндокарпия); степень развития и число дериватов проводящих пучков; наличие и характер строения трихом, сосочков и других скульптурных образований на поверхности перикарпия; строение клеток экзокарпия, наличие в них флобафенов; наличие и характер строения схизолизигенных вместилищ (полостей) в паренхиме мезокарпия; химический состав клеточных оболочек и содержимое клеток перикарпия; наличие и степень выраженности кутикулярных тяжей на поверхности перикарпия; общая толщина перикарпия и отдельных его тканей.

При анализе структуры семян следует обращать внимание на следующие признаки: характер поверхности семени (опушение, крыловидные выросты, присемянники, ребра и т. д.); число слоев клеток семенной кожуры; степень дифференциации спермодермы на зоны (экзо-, мезо- и эндотесту, экзо-, мезо- и эндотегмен); наличие саркотесты и степень ее развития; наличие и характер механической ткани — склереид, волокон; наличие и степень развития паренхотесты); обилие дериватов проводящих пучков; наличие и характер строения сосочков и других возможных скульптурных образований на поверхности клеток экзотесты; структура клеток экзотесты, наличие в них флобафенов; химический состав клеточных оболочек и содержимое клеток семенной кожуры; наличие и степень выраженности кутикулярных слоев; общая толщина семенной кожуры и отдельных ее тканей и клеток.

Необходимо помнить, что значимость этих признаков в разных таксонах сем. *Celastraceae* может различаться (Скворцов, 1981). Выявленные признаки структуры репродуктивных органов были сопоставлены с существующей системой семейства (см. табл. 1). Таким образом удалось установить случаи согласованности и расхождения и предложить некоторые коррективы, которые будут рассмотрены ниже (Савинов, 2002в).

4. Обработка полученных данных методами кладистического анализа и SYNAP. Нами была составлена таксон-признаковая матрица (табл. 2) по 17 признакам, характеризующим жизненные формы, структуру соцветий, плодов и семян 9 таксонов сем. *Celastraceae* (триб и подсемейств). В качестве внешней группы было выбрано сем. *Brexiaceae*. Кладограмму строили по методу J. Camin, R. Sokal (1965 — цит. по: Павлинов, 1989). В ее основании (схема 1) оказались трибы *Euonymeae* и *Celastreae*, представители которых обладают многими плезиоморфными признаками; триба *Lophopetaleae* обнаружила родство с подсем. *Hippocrateoideae* (синапоморфии — большое число семязачатков в гнездах завязи, распадающиеся плоды-коробочки, крылатые семена, отсутствие эндосперма). Таксоны *Siphonodontoideae*, *Cassineae*, *Perrottetieae* и *Tripterygioideae* оказались наиболее специализированными. Отметим, что кладистические методы не всегда позволяют различать результаты параллельной эволюции и реверсий. В дальнейшем представляет интерес сопоставить результаты морфологического анализа с молекулярным.

ТАБЛИЦА 1

Таксономическая значимость признаков структуры репродуктивных органов представителей сем. *Celastraceae*

Подсемейства и трибы (по: Loesener, 1942, с изм.)	Структура соцветий	Плоды, перикарпий	Семена, спермодерма
Celastroideae	Пазушные или терминальные; простые или сложные дихазии, тирсоидные, зонтиковидные дихазии, кисти	Локулицидные коробочки, ягодообразные. Механическая ткань (склереиды) формирует эндокарпий. Перикарпий часто многослойный	Семена обычно с присемянниками, реже крылатые или голые. Выражен экзотегмен
Celastreae	Пазушные, часто терминальные; дихазии, тирсоидные, кисти	Коробочки, ягодообразные. Склереиды эндокарпия чаще имеют радиальное расположение	Семена целиком или частично одеты присемянниками, иногда крылатые
Euonymeae	Пазушные; простые или сложные дихазии	Коробочки. Часто выражены папиллы или трихомы на поверхности плода. Макросклереиды эндокарпия расположены тангентально	Семена целиком или частично одеты присемянниками и/или голые, с саркотестой. Спермодерма часто многослойная, но тегмен не выражен
Lophopetaleae	Пазушные; сложные дихазии	Коробочки, распадающиеся на листовковидные фрагменты. Группы склереид в мезокарпии и макросклереиды в эндокарпии	Семена крылатые. Многослойная теста, тегмен не выражен. Эндосперм отсутствует
Tripterygioideae	Пазушные или терминальные; сложные дихазии, тирсоидные	Ореховидные односеменные плоды. Перикарпий малослойный, макросклереиды эндокарпия формируют механический тяж	Семена мелкие, без присемянников. Слабо выражен механический слой
Cassinoideae	Пазушные или терминальные; дихазии, тирсоидные	Пиренарии, ягоды, коробочки. Многослойный мезокарпий и склеренхимный эндокарпий	Семена обычно без присемянников, иногда крылатые или с саркотестой. Крупные клетки экзотесты
Cassineae	Пазушные или терминальные; дихазии, тирсоидные	Одно-, олиго- и полимерные пиренарии, коробочки. Мощный эндокарпий	Семена без присемянников, иногда крылатые
Perrottetieae	Пазушные; тирсоидные	Ягоды. Многослойный мезокарпий; склереиды эндокарпия — до 8 слоев	Выражена саркотеста. Склереиды экзотегмена разные по высоте
Hippocrateoideae (incl. *Campylostemonoideae*)	Пазушные; сложные дихазии	Дробные, иногда пиренарии. Группы склереид в мезокарпии и макросклереиды эндокарпия	Крылатые или с саркотестой («пульпа»). Дифференцированная спермодерма. Хорошо выражена мясистая мезотеста. Отсутствует эндосперм
Siphonodontoideae	Пазушные	Полимерный пиренарий. Косточки заключены в разросшийся диск. Сильная склерификация	Семена голые. Спермодерма пленчатая, всего 4(5) слоев клеток

ТАБЛИЦА 2

Таксон-признаковая матрица для кладистической реконструкции филогении сем. *Celastraceae*

Признаки / Таксоны	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*
Celastreae	01	01	0	0	01	01	1	01	0	0	0	0	01	0	1	0	01
Euonymeae	0	01	0	0	01	0	0	01	0	0	0	0	0	0	1	01	0
Lophopetaleae	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	—	1	0	0	0	0	0
Triperygioideae	01	0	1	1	1	1	0	1	0	0	—	1	01	1	10	1	1
Cassineae	01	0	10	1	1	1	01	1	0	0	10	0	01	1	0	0	1
Perrottetieae	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	—	0	1	1	0	0	1
Hippocrateoideae	0	0	1	01	1	01	01	01	1	1	1	01	0	01	0	0	0
Siphonodontoideae	0	0	1	01	1	1	0	1	0	0	—	0	0	1	0	0	0
Brexiaceae	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. *1* — соцветия (0 — интеркалярные, 1 — терминальные); *2* — жизненные формы (0 — небольшие вечнозеленые деревья, 1 — листопадные кустарники, лианы); *3* — плоды (0 — многосеменная коробочка, 1 — пиренарии, ягоды, ореховидные, дробные); *4* — перикарпий (0 — многослойный, не дифференцированный, 1 — малослойный, дифференцированный); *5* — механическая ткань в перикарпии (0 — склереиды расположены диффузно, 1 — макросклереиды формируют эндокарпий); *6* — саркотеста (0 — имеется, 1 — отсутствует); *7* — крыловидные выросты на семенах (0 — отсутствуют, 1 — имеются); *8* — семенная кожура (0 — многослойная, с хорошо выраженным тегменом, 1 — малослойная, тегмен не выражен); *9* — эндосперм (0 — имеется, 1 — отсутствует); *10* — зародыш семени (0 — маленький, недоразвитый, 1 — крупный); *11* — характер поверхности присемянника (0 — гладкий, 1 — шероховатый, со складками); *12* — форма диссеминации (0 — эндозоохория, 1 — другие формы); *13* — тип частных соцветий (0 — цимы, 1 — другие типы); *14* — вскрывание плодов (0 — вскрывающиеся, 1 — невскрывающиеся); *15* — ариллус (0 — отсутствует, 1 — имеется); *16* — число семян в плоде (0 — много, 1 — мало или даже одно); *17* — дериваты проводящих пучков в перикарпии (0 — практически отсутствуют, 1 — имеются).

Метод SYNAP позволяет выявлять строгие и нестрогие гомологии, а также отличать их от конвергенции (Байков, 1999, 2001). При анализе структуры коробочек бересклетов (*Euonymus* L.) удалось выявить строгие гомологии (появление у видов ряда секций шиповидных или крыловидных выростов) и параллелизмы (формирование у представителей разных секций рассеченных, лопастных коробочек). Очевидно также, что появление шаровидной формы плода в ряде *Oxyphyllae*

Схема 1

Кладограмма, отражающая филогению сем. *Celastraceae*

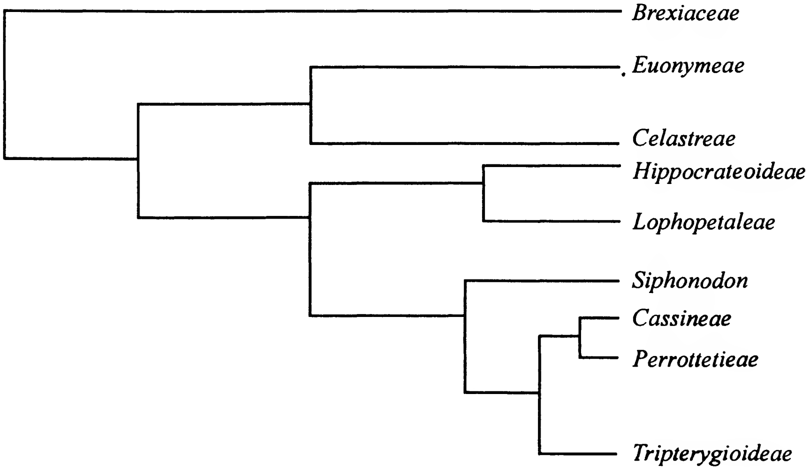


ТАБЛИЦА 3

Расчет филогенетической связи некоторых таксонов сем. *Celastraceae* по методу SYNAP

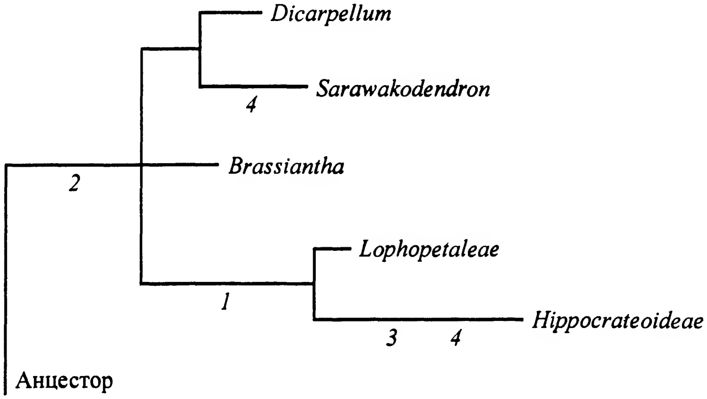
Объекты (таксоны)	Анализ признаков объектов	
	Распределение признаков по таксонам *1, 2, 3, 4*	Вектор-признаки
Предковая форма (анцестор)	0, 0, 0, 0	1. Эндосперм имеется (0) → эндосперм отсутствует (1)
Lophopetaleae	1, 1, 0, 0	2. Саркотеста выражена (0) → семена с ариллусами, крыловидными выростами (1)
Brassiantha	0, 1, 0, 0	
Dicarpellum	0, 1, 0, 0	3. Плод — коробочка (0) → плоды дробные или пиренарии (1)
Sarawakodendron	0, 1, 0, 1	
Hippocrateoideae	1, 1, 1, 1	4. Андроцей 5-членный (0) → андроцей 3-членный (1)

подрода *Kalonymus* и секции *Ilicifolia* подрода *Euonymus* следует рассматривать как конвергенцию, возникшую вследствие реверсии — предковые формы рода имели нелопастную шаровидную коробочку.

Метод SYNAP позволяет решить еще один важный вопрос — о таксономическом положении в системе *Celastraceae* родов *Brassiantha*, *Dicarpellum* и *Sarawakodendron*, а также трибы *Lophopetaleae* (табл. 3). Расчет индекса потенциальной связи этих таксонов (ИПС) и построение филогенетического древа с маркировкой параллелизмов и уникальных признаков позволяют утверждать, что триба *Lophopetaleae* является близкородственной к подсем. *Hippocrateoideae*; а 3 указанных выше рода представляют собой самостоятельную линию эволюции бересклетовых (схема 2). Отметим, что последние характеризуются наличием присемянника, а *Sarawakodendron* и *Dicarpellum* — также сильно специализированным типом соцветия.

Схема 2

Филогенетическая схема, отражающая родственные связи некоторых таксонов сем. *Celastraceae*, составленная по методу SYNAP



Примечание. Признак *1* (отсутствие эндосперма) маркирует таксоны *Lophopetaleae* и *Hippocrateoideae*; признак *2* (утрата саркотесты в семенах) маркирует все 5 таксонов, признак *3* (дробные плоды и пиренарии) маркирует подсем. *Hippocrateoideae*, по признаку *4* (3-членный андроцей) наблюдается параллелизм в роде *Sarawakodendron* и подсем. *Hippocrateoideae*; общее число филогенетических событий — 5, из них уникальных — 3, параллельных — 2, реверсий — 0.

Выводы

Итак, выявленные нами таксономически значимые признаки позволяют внести следующие изменения в систему всего семейства и отдельных его родов. Группу вечнозеленых видов древогубцев (*Celastrus monosperma* Roxb., *C. monospermoides* Loes., *C. hindsii* Benth.), отличающихся структурой и ритмом развития цветоносных побегов, формирующихся за два сезона, плодами — односеменными коробочками, а также ареалом (Костина, Савинов, 2002; Савинов, 2003), мы предложили выделить в самостоятельный видовой ряд — *Monocelastrus* (Wang et Tang) I. Savinov. Карпологические признаки подтверждают правомерность выделения подсемейств: *Celastroideae* Loes. (трибы *Celastreae* Loes., *Euonymeae* Loes.), *Tripterygioideae* Loes., *Cassinoideae* Loes. (трибы *Cassineae* Loes., *Perrottetieae* Loes.). Сходство структуры репродуктивных органов представителей подсем. *Hippocrateoideae* с таковыми у остальных бересклетовых считаем проявлением закона гомологических рядов Вавилова, и это позволяет включать эту группу в состав сем. *Celastraceae*. Триба *Lophopetaleae* представляется нам близкородственной подсемействам *Hippocrateoideae* и *Sarawakodendroideae* I. Savinov et Melikian. Карпологические признаки подтверждают необходимость рассмотрения рода *Siphonodon* в качестве монотипного подсемейства (или даже семейства), предложенного Croizat (1947). В общих чертах все эти выводы согласуются с результатами исследований других авторов по структуре вегетативных органов и цветка, а также с данными палиноморфологии. Подчеркнем, однако, что подобные построения далеко не во всем совпадают с данными по геносистематике бересклетовых (Simmons, Clevinger et al., 2001; Simmons, Savolainen et al., 2001) и результатами кладистического анализа морфологических признаков (Simmons, Hedin, 1999). Авторы, проанализировав 60 родов бересклетовых по 69 информативным признакам, показали монофилетическое происхождение только трибы *Lophopetaleae* и подсем. *Hippocrateoideae*. Положение последнего таксона в пределах сем. *Celastraceae* подтверждается также данными молекулярного анализа (Simmons et al., 2001a; Simmons et al., 2001b).

Перейдем теперь к решению вопросов филогении сем. *Celastraceae*. Так, по совокупности признаков в основание филогенетической схемы семейства следует поместить подсем. *Celastroideae* с трибами *Celastreae* и *Euonymeae*. Следует отметить, что по совокупности выявленных признаков эти группы, представляющие собой политетические таксоны, наиболее близки к предкам бересклетовых. Наиболее специализированными представляются нам подсемейства *Tripterygioideae*, *Hippocrateoideae* и *Siphonodontoideae*. Подсем. *Tripterygioideae*, которое не получило поддержки в качестве монофилетической группы кладистическим анализом и методами молекулярной систематики (Simmons, Hedin, 1999; Simmons, Clevinger et al., 2001; Simmons, Savolainen et al., 2001), представляется нам монотетическим таксоном, все представители которого обладают одним важным признаком — сильно специализированным ореховидным плодом (в дополнение к нему можно назвать псевдомономерный гинецей, отсутствие присемянника).

Таким образом, использование разных методов филогенетических построений позволило внести ряд изменений в существующую систему сем. *Celastraceae*, а также наметить основные направления эволюции представителей этой группы цветковых растений.

Благодарности

Автор статьи считает своим приятным долгом выразить искреннюю признательность и благодарность коллегам, с которыми он имел возможность обсуждать отдельные положения работы, — А. К. Скворцову, А. П. Меликяну, М. А. Гуленковой, А. Г. Еленевскому, М. В. Костиной, Л. И. Созоновой, М. Т. Мазуренко, М. А. Ахметьеву, Д. Д. Соколову, И. А. Шанцеру (Москва); Т. В. Егоровой, М. А. Плиско, Т. А. Федотовой, Н. Н. Цвелёву (С.-Петербург); К. С. Байкову (Новосибирск); а также Dr. Marie Jordaan (National Botanical Institute, Pretoria, Republic of South Africa).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н. А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений (Каулифолиарная проводящая система древесных двудольных растений): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1962. 40 с.

Ахметьев М. А. Кайнозойские флоры // Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. С. 354—376.

Байков К. С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск, 1999. 95 с.

Байков К. С. Выявление строгих и нестрогих гомологий с помощью метода SYNAP // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. СПб., 2001. С. 249—252.

Бандюкова В. А., Сергеева Н. В. Состояние химического изучения растений порядка *Celastrales* // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 3. С. 560—569.

Бондарцев А. С. Шкала цветов (Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М.; Л., 1953. 27 с.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л., 1987. 260 с.

Гуленкова М. А., Савинов И. А. Основные направления эволюции плодов и семян в семействе *Celastraceae* // Тр. Междунар. конф. анат. морф. раст. (памяти И. П. Бородина). СПб., 1997. С. 39—40.

Костина М. В., Савинов И. А. Строение и ритм развития генеративных побегов в роде *Celastrus* L. (*Celastraceae* R. Br.) // Бюл. Главн. Бот. сада РАН. 2002. Вып. 183. С. 31—40.

Кузнецова Т. В. Об относительной ценности различных критериев гомологии при работе с ботаническими объектами // Современные проблемы филогении растений. М., 1986. С. 30—31.

Меликян А. П. Цели и задачи современной систематики растений // Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол. М., 1984. № 5. 64 с.

Меликян А. П., Девятов А. Г. Основные карпологические термины. Справочник. М., 2001. 47 с.

Меликян А. П., Савинов И. А. Семейство *Celastraceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 6. СПб., 2000. С. 123—135.

Наумова Т. Н. Эмбриология представителей семейства *Celastraceae*. Значение интегументальной эмбрионии в эволюции рода *Euonymus* // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений. Л., 1979. С. 46—57.

Наумова Т. Н. Семейство *Celastraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 4. Л., 1987. С. 49—54.

Павлинов И. Я. Методы кладистики. М., 1989. 118 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 352 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Савинов И. А. Использование морфолого-анатомических признаков плодов и семян в определении некоторых представителей семейства *Celastraceae* R. Br. // Бюл. Главн. Бот. сада РАН. Вып. 176. 1998. С. 114—122.

Савинов И. А. О гомологизации семенных покровов представителей семейства *Celastraceae* R. Br. // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. СПб., 2001. С. 297—299.

Савинов И. А. Sarawakodendroideae — новое подсемейство семейства *Celastraceae* // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 7. С. 108—109.

Савинов И. А. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей семейств *Celastraceae* и *Aquifoliaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002б. Т. 107. Вып. 4. С. 46—53.

Савинов И. А. Сравнительно-морфологическое исследование репродуктивных органов представителей семейства *Celastraceae* R. Br. в связи с их систематикой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002в. 20 с.

Савинов И. А. Monocelastrus (Wang et Tang) I. Savinov — новая видовая серия рода *Celastrus* L. (*Celastraceae* R. Br.) // Turczaninowia. 2003. Вып. 4 (в печати).

Скворцов А. К. Хемосистематика и основные понятия систематики // Биохимические аспекты филогении высших растений. М., 1981. С. 12—27.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Adatia R. D., Gavde S. G. Embryology of the *Celastraceae* // Plant Embryology — a symposium. CSIR. New Dehli, 1962. P. 1—11.

Archer R. H., van Wyk A. E. Palynology and intergeneric relationships in some southern african species of subfamily *Cassinoideae* (*Celastraceae*) // Grana. 1992. Vol. 31. N 4. P. 241—252.

Archer R. H., van Wyk A. E. Bark structure and intergeneric relationships of some Southern African *Cassinoideae* (*Celastraceae*) // IAWA J. 1993a. Vol. 14. N 1. P. 35—53.

Archer R. H., van Wyk A. E. Wood structure and generic status of some Southern African *Cassinoideae* (*Celastraceae*) // IAWA J. 1993b. Vol. 14. N 4. P. 373—389.

Baillon H. E. Celastracées // Histoire des plantes. T. 6. Paris, 1877. P. 1—50.

Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. New York, 1867.

Berkeley E. Morphological studies in the *Celastraceae* // J. E. Mitchell Sci. Soc. 1953. Vol. 69. N 2. P. 185—208.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1. 311 p.

Croizat L. A study in the *Celastraceae. Siphonodontoideae* subfam. nov. // Lilloa. 1947. Vol. 13. P. 31—43.

Cronquist A. An integrated of classification of flowering plants. New York, 1981. 1262 p.

Dahlgren R. M. T. A revised system of classification of the angiosperms // J. Linn. Soc. Bot. 1980. Vol. 80. N 2. P. 91—124.

Darlington C. D., Wylie A. P. Chromosome atlas of flowering plants. London, 1955. 520 p.

De Candolle A. P. Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis, sive enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum. Parisiis, 1825. Pars II. P. 2—18.

Ding Hou. Celastraceae I // Flora Malesiana. Ser. I. Vol. 6. N 2. 1962. P. 227—291.

Ding Hou. Celastraceae II // Flora Malesiana. Ser. I. Vol. 6. N 3. 1964. P. 389—421.

Ding Hou. Sarawakodendron, a new genus of *Celastraceae* // Blumea. 1967. Vol. 15. N 1. P. 139—143.

Ding Hou. Pollen of *Sarawakodendron* and some related genera (*Celastraceae*) // Blumea. 1969. Vol. 17. N 1. P. 97—120.

Douglas G. E. The inferior ovary II // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. N 1. P. 1—46.

Gaertner J. De fructibus et seminibus plantarum. 1791. T. 2.

Goldberg A. Classification, evolution and phylogeny of the familian of dicotyledons. Smithsonian Contrib. Bot. Washington, 1986. N 58. 314 p.

Halle N. Monographie des Hippocrateacées d'Afrique occidentale // Mem. Inst. Franc. Afr. Noire. 1962. T. 64. C. 1—245.

Hartog den R. M. (*née van ter Tholen*), *Baas P.* Epidermal characters of the *Celastraceae* s. l. // Acta Bot. Neerl. 1978. Vol. 27. N 5/6. P. 355—388.

Hegnauer R. Chemotaxonomie der Pflanzen. Stuttgart, 1964. Bd 3. 743 S.

Hutchinson J. Evolution and phylogeny of flowering plants. London—New York, 1969. 717 p.

Jordaan M., van Wyk A. E. Reinstatement of *Gymnosporia* (*Celastraceae*): implications for the flora Malesiana region // Telopea. 2003. Vol. 10. N 1. P. 155—167.

Jussieu A. L. de. Dixième mémoire sur les caractères généraux des familles, tires des graines, et confirmés ouredifies par les observations de Gaertner. *Ranunculaceae-Malpighiaceae* // Ann. Mus. Hist. Nat. 1811. T. 18. P. 472—487.

Lindley J. The vegetable kingdom, or the structure, class and uses of plants. 1853.

Lobreau D. Les limites de l'«ordre» des *Celastrales* d'àpres le pollen // Pollen et Spores. 1969. Vol. 11. N 3. P. 499—555.

Lobreau-Callen D. Les pollens colpes dans les *Celastrales*: interpretation nouvelle de l'aperture simple // Compt. Rend. Hebd. Seanc. Acad. Sci. 1975. T. 280. P. 2547—2550.

Lobreau-Callen D. Ultrastructure de l'exine de quelques pollens de *Celastrales* et des groupes voisins // Adansonia. Sér. 2. 1976. Vol. 16. N 1. P. 83—92.

Lobreau-Callen D., Lugardon B. L'aperture à repli du pollen des *Celastraceae* // Nat. Monspel. Ser. Bot. 1972—1973. Fasc. 23—24, pl. I—II. P. 205—210.

Loesener Th. Celastraceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Berlin, 1942a. Bd 20b. S. 87—197.

Loesener Th. Hippocrateaceae // Ibid. 1942b. Bd 20b. S. 198—231.

Melchior / A. Engler. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. Bd II. S. 289—300.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 1—2.

Miers J. On the *Hippocrateaceae* of South America // Trans. Linn. Soc. London. 1872. Vol. 28. P. 319—432, pl. 16—32.

Nakai T. Genitia, gen. novum Celastracearum. Systema novum generis Euonymi Nipponensis // Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto). 1934. Vol. 13. P. 20—32.

Nakai T. Ordines, familiae, tribi, genera, sectiones, species, variatates, formae et combinationes novae à Prof. Nakai-Takenoschin adhuc et edita. Appendix: Questiones characterium naturalium plantarum. Tokyo, 1943.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S.

Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, 1956. 364 S.

Robson N. Taxonomic and nomenclatural notes on *Celastraceae* // Bol. Soc. Brot. Ser. 2. 1965. Vol. 39. P. 5—55.

Simmons M. P., Hedin J. P. Relationships and morphological character change among genera of *Celastraceae* sensu lato (incl. *Hippocrateaceae*) // Ann. Mis. Bot. Gard. 1999. Vol. 86. N 3. P. 723—757.

Simmons M. P., Clevinger C. C., Savolainen V. et al. Phylogeny of the *Celastraceae* inferred from phytochrome B gene sequence and morphology // Am. J. Bot. 2001a. Vol. 88. N 2. P. 313—325.

Simmons M. P., Savolainen V., Clevinger C. C. et al. Phylogeny of the *Celastraceae* inferred from 26S nuclear ribosomal DNA, phytochrome B, rbcL, atpB, and morphology // Mol. Phylogen. Evol. 2001b. Vol. 19. N 3. P. 353—366.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. 643 p.

Thorne R. F. Classification and geography of the flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 58. N 3. P. 225—348.

Tobe H., Raven P. H. Embryology of *Acanthothamnus*, *Brexia* and *Canotia* (*Celastrales*): a comparison // Bot. J. Linn. Soc. 1993. Vol. 112. P. 17—32.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd I. 615 S.; 1969. Bd II. Teil 1. 630 S.

Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge, 1989. 405 p.

Wielgorskaya T. Dictionary of generic names of seed plants / Consult. edit. A. Takhtajan. New York, 1995. 570 p.

SUMMARY

The current problems of taxonomy of the family *Celastraceae* are analysed. It has been revealed, that the structure of reproductive organs, namely inflorescences, fruits and seeds, was insufficiently used in its taxonomy. The paper presents the results of a complex comparative morphological and anatomical study of the inflorescences, fruits and seeds in about 50 % of genera and 10 % of species of *Celastraceae* of the world flora. Taxonomically important characters are distinguished, the advisability of their use for taxonomy of the family is reasoned. Main ways of specialisation of the reproductive organs of *Celastraceae* are traced. Some changes to the existing system of the group are suggested.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.232 : 574.4 : 581.524 (1-924.81)

© Е. Н. Патова

CYANOPHYTA В ВОДОЕМАХ И ПОЧВАХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДР[1]

E. N. PATOVA. *CYANOPHYTA* IN WATERBODIES AND SOILS OF THE EASTERN EUROPEAN TUNDRAS

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212) 240163
E-mail: patova@ib.komisc.ru
Поступила 30.10.2003

Обобщены результаты многолетнего изучения разнообразия и распространения *Cyanophyta* в пресноводных и наземных экосистемах восточноевропейских тундр России по собственным материалам и литературным источникам.

Ключевые слова: *Cyanophyta* (*Cyanoprokaryota*), водные и наземные тундровые экосистемы, флора, северо-восток европейской части России.

Водоросли — важный автотрофный компонент тундровой биоты. Изучение их разнообразия на территории северо-востока европейской части России (Республика Коми и Ненецкий автономный округ) было начато в 1930-е годы Н. Н. Воронихиным (1930, 1931) на Полярном Урале и в центральной части Большеземельской тундры. В дальнейшем в исследовании альгофлоры этого региона принимали участие альгологи Сыктывкара, Санкт-Петербурга, Москвы, Кирова, Киева, Харькова и других городов (Гецен и др., 1994) (табл. 1). К настоящему времени на данной территории в водоемах и почвах выявлено более 1900 видов с разновидностями и формами водорослей из 10 отделов (Гецен и др., 2002), среди которых преобладают диатомовые и зеленые водоросли. Флористические списки постоянно пополняются новыми видами.

В структурно-функциональной организации водных и наземных тундровых экосистем *Cyanophyta* (*Cyanoprokaryota*) занимают особое место. Это связано с уникальной способностью синезеленых водорослей фиксировать из атмосферы не только углерод, но и молекулярный азот, что определяет их важную роль в создании органического вещества в водоемах и почвах высоких широт.

Целью настоящей работы является обобщение результатов многолетнего изучения разнообразия и распространения *Cyanophyta* с учетом специфики их зональных сообществ в пресноводных и наземных экосистемах восточноевропейских тундр.

---

[1] Материалы, представленные в данной работе, были доложены на заседании II Всероссийской альгологической конференции, проходившей в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН 22—25 октября 2002 г.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика районов сбора материала

Районы проведения сборов	Число видов и внутривидовых таксонов		Годы проведения исследований, коллекторы / авторы определений,* литературный источник
	Все отделы водорослей	Синезеленые водоросли (в скобках — доля от общего числа таксонов всех отделов, %)	
		Водные экосистемы	
Бассейны рек Сыня, Ляпина, Войкар, Собь (Полярный Урал)	253	39(25)	1926—1927 гг. Б. Н. Городков, В. Б. Сочава / Воронихин (Воронихин, 1930)
Бассейн р. Лая (правый приток р. Печора) (центральная часть Большеземельской тундры)	50	—	1930—1931 гг. Ф. В. Самбук, В. Н. Андреев / Воронихин (цит. по: Гецен, Стенина, 1978)
Нижнее течение р. Печора, дельта р. Печора; р. Уса (Большеземельская тундра)	124	20(16)	1942—1945 гг. Н. А. Остроумова, Е. С. Кучина / Чернов (Чернов, 1953)
Среднее и нижнее течение р. Уса (от деревни Абезь до устья р. Колва) (Большеземельская тундра)	41 (определения до рода)	8(20)	1953—1956 гг. О. С. Зверева, Э. И. Попова, Л. Н. Соловкина / Зверева (Зверева, 1962; Попова, 1962)
Левый берег р. Собь (ж.-д. ст. «Красный Камень»); бассейны рек Уса, Маска-Шор (Полярный Урал)	680	46(7)	1960 г. Э. Г. Кукк (Кукк, 1970)
Группа безымянных озер на правом берегу дельты р. Печора (0.1—2 км от пос. Юшино)	84	34(41)	1963 г. Н. Я. Миронова, Т. Н. Покровская, Л. О. Смирнова (Миронова, Покровская, 1967)
Вашуткины озера (Большеземельская тундра)	305	53(17)	1960—1961 гг. О. С. Зверева, В. К. Барановская / Гецен (Гецен, 1966)
Харбейские озера (Большеземельская тундра)	386	69(18)	1965, 1968—1969, 1976 гг. Г. П. Сидоров, Н. И. Олешева / Гецен (Гецен, 1973)
Падимейские озера (Большеземельская тундра)	152	29(19)	1966 г. В. М. Катанская, Гецен (Гецен, 1973)
Группа озер бассейна р. Коротаиха (Большеземельская тундра)	211	7(3)	1973—1974 гг. А. С. Стенина, О. С. Цембер, Гецен / Гецен, Стенина (Гецен, Стенина, 1978)

Водоемы бассейна р. Колва (Большеземельская тундра)	328	34(10)	1986—1987 гг. И. С. Трифонова, А. Л. Петровская, Е. В. Станиславская (Станиславская, 1994; Трифонова, Петрова, 1994)
Водоемы бассейнов рек Воркута, Варкневхыяха, Море-Ю и др. (Большеземельская тундра), рек Кара, Уса (Полярный Урал), водоемы ряда арктических островов (Вайгач, Новая Земля, Колгуев)	1048	156(15)	1974—1994 гг. Гецен, Стенина, Е. Н. Патова (Гецен, 1985; Гецен, Патова, 1991, 1994; Стенина, 1991, 1994; Гецен и др., 1994)
Наземные экосистемы			
Окр. г. Воркута, целинные и освоенные почвы (Большеземельская тундра) ·	57	10(6)	1962 г. Е. В. Дорогостайская / Л. Н. Новичкова-Иванова (Дорогостайская, Новичкова-Иванова, 1967)
Окр. г. Воркута, целинные и освоенные почвы (Большеземельская тундра)	189	51(10)	1974—1979 гг. Г. Н. Перминова, Гецен (Перминова, Гецен, 1979)
Окр. г. Воркута, почвы, нарушенные в результате угледобычи (Большеземельская тундра)	35	6(19)	1981 г. Сотрудники кафедры геохимии ландшафтов МГУ, Гецен / Штина, Андронова (Штина, Андронова, 1984; Дорохова, 1989)
Возейское нефтяное месторождение, Усинский р-н Республики Коми	204	65(13)	1990—1993 гг. Л. В. Чалышева. Э. Н. Бер, Н. М. Зимонина / Зимонина (Зимонина, 1996, 1998, 2002)
Окр. г. Воркута, почвы, нарушенные в результате угледобычи (Большеземельская тундра)	46	15(33)	2000 г. Зимонина (Зимонина, 2002)
Окр. г. Воркута, целинные и техногенно нарушенные почвы, окр. пос. Варандей, Югорский п-ов (Большеземельская тундра); о-в Колгуев, в бассейнах рек Уса и Кара (Полярный Урал)	253	112(44)	1987—1994 гг. Гецен, Патова (Гецен и др., 1994)

Примечание. * — авторы определений приведены только в случае, когда коллекторы и авторы определений не совпадают.

Материал и методика

Сборы были проведены в июне—сентябре 1989—2001 гг. в различных районах Большеземельской и Малоземельской тундр, а также ряда островов, которые охватывают подзоны арктических, северных и южных гипоарктических тундр северо-востока европейской части России (рис. 1). Отбор проб осуществляли с использованием общепринятых методов (Методика..., 1975; Штина, Голлербах, 1976). Состав водорослей водоемов выявляли в живом и фиксированном формальдегидом материале, почвенных водорослей — в чашечных культурах и жидких питательных средах. Исследование пресноводных водорослей проводили в разных типах водоемов — реках, ручьях, термокарстовых, ледниковых, пойменных озерах, а также в водных объектах, испытывающих влияние приливов и отливов в дельте р. Печора (губах, протоках, лайдовых озерах).

Для определения водорослей использованы «Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2» (Голлербах и др., 1953) и «Визначник прісноводних водоростей УРСР» (Кондратьєва, 1968). Номенклатура и классификация таксонов даны по: J. Komárek, K. Anagnostidis (1986, 1989, 1998), Anagnostidis, Komárek (1988) и Anagnostidis (2001).

Для эколого-географического анализа привлечены сводки по экологии и распространению водорослей в водных (Экология..., 1999; Баринова и др., 2000; Кондратьева, 2001) и наземных условиях (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984; Штина и др., 1998; неопубл. база данных И. Ю. Костикова).

Результаты и обсуждение

Таксономический состав

Всего к настоящему времени в альгофлоре восточноевропейских тундр зарегистрировано 307 видов (359 с внутривидовыми таксонами) синезеленых водорослей

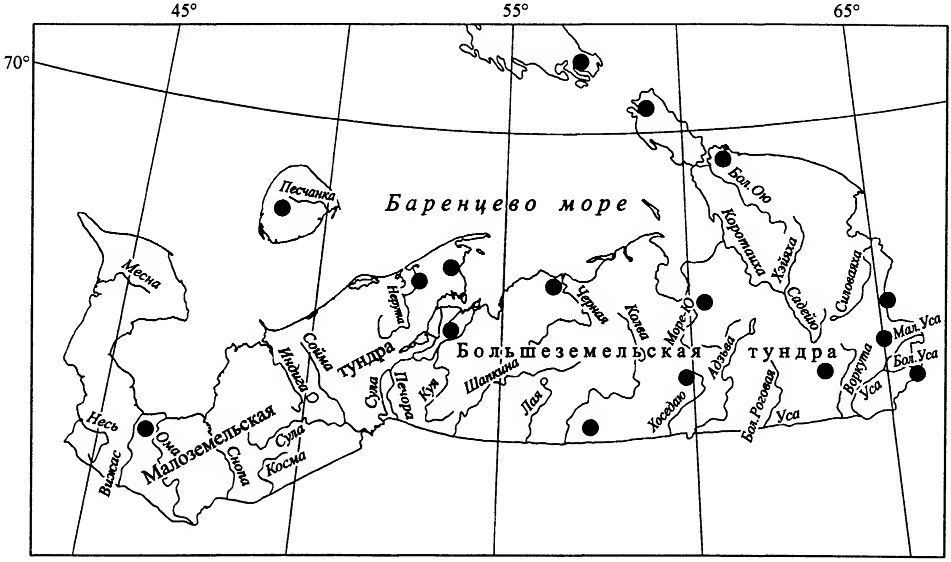


Рис. 1. Карта-схема районов исследования в восточноевропейских тундрах. Точками отмечены пункты сборов.

ТАБЛИЦА 2

Таксономическое разнообразие *Cyanophyta* восточноевропейских тундр

Таксономические характеристики	Всего	Водоемы	Почвы
Число семейств	20	19	18
родов	66	60	41
видов	307	245	146
видов и внутривидовых таксонов	359	291	153
Среднее число			
родов в одном семействе	3.3	3.2	2.3
видов в одном семействе	15.4	12.9	8.1
видов в одном роде	4.7	4.1	3.6

из 4 порядков, 20 семейств и 66 родов (табл. 1, 2). Это указывает на значительное флористическое богатство синезеленых водорослей региона, которые формируют 14 % от всего выявленного разнообразия водорослей. На Таймыре, в Якутии и в ряде других северных территорий синезеленые составляют от 7 до 45 % состава альгофлор (табл. 3).

В водоемах зарегистрирован 291 вид, в почвах — 153 с разновидностями и формами синезеленых водорослей. Общими для водных и наземных экосистем явля-

ТАБЛИЦА 3

Cyanophyta в альгофлорах разных регионов Крайнего Севера

Регионы	Число видов синезеленых водорослей	Доля от общего числа видов, %	Литературный источник
Водные экосистемы			
Острова Земли Франца-Иосифа	58	17	Ширшов, 1935
О-в Шпицберген	14	13	Thomasson, 1961
О-в Шпицберген	68	9	Skulberg, 1996
Мурманское побережье	31	16	Никулина, 1975
Шведская Лапландия	60	12	Holmgren, 1968
Карелия	74	16	Комулайнен, 2002
Кольский п-ов	28	7	Шаров, 2000
Большеземельская тундра	156	20	Гецен, 1985; Гецен и др., 1994
Восточноевропейские тундры	307	14	Оригинальные данные
П-ов Таймыр (западная часть)	27	11	Ермолаев и др., 1971; Ермолаев, 1981
Якутия (субарктические и северо-таежные озера)	136	23	Комаренко, Васильева, 1975; Васильева, 1989
Наземные экосистемы			
Острова Земли Франца-Иосифа	29	35	Новичкова-Иванова, 1963
О-в Шпицберген	30	34	Перминова, 1990
Мурманская обл.	38	—	Давыдов, 2004
Острова Новосибирские	2	22	Дорогостайская, 1959
П-ов Таймыр	121	34	Сдобникова, 1986; Перминова, 1990
Полуострова Ямал и Гыдан	10	45	Кошелева, Новичкова, 1958
П-ов Ямал	43	39	Перминова, 1990
Большеземельская тундра	112	44	Гецен и др., 1994
Тундры российского сектора Арктики	149	32	Перминова, 1990

ются 86 видов. Сходство видового разнообразия синезеленых водорослей в водоемах и почвах достигает 39 %. Потенциально способные к азотфиксации гетероцистные виды составляют 31 % (96 видов): для водоемов — 35 (82), для почв — 28 (41 вид).

В результате исследований флора синезеленых водорослей восточноевропейских тундр с момента последней инвентаризации, проведенной для Большеземельской тундры (Гецен и др., 1994), была дополнена для водоемов 135, для почв — 41 видовым и внутривидовым таксоном. Современные пропорции флоры синезеленых водорослей составляют 1 : 3.3 : 15.4. Родовая насыщенность видами — 4.7 (табл. 2). Эта величина в 2.5 раза ниже, чем для диатомовых и зеленых водорослей обсуждаемого региона (Гецен и др., 1994), но превосходит значения, рассчитанные для синезеленых других северных альгофлор (Сдобникова, 1986; Перминова, 1990; Skulberg, 1996; Комулайнен, 2002, и др.). Как видно из табл. 2, во флоре водоемов видовая насыщенность родов и видов синезеленых выше, чем в почвах.

Лидирующие позиции по видовому разнообразию занимают семейства *Nostocaceae*, *Phormidiaceae* и *Oscillatoriaceae* (табл. 4). 10 ведущих семейств включают 90 % всего видового разнообразия синезеленых водорослей. Эта величина близка к полученной для всей альгофлоры Большеземельской тундры, которая, по данным Гецен (1985), составила 86 %. Семейственные спектры альгофлоры водоемов и почв имеют некоторые различия (табл. 4). Так, в наземных экосистемах водоросли сем. *Nostocaceae* уступают лидирующие позиции представителям *Phormidiaceae*. Более

ТАБЛИЦА 4

Соотношение семейств *Cyanophyta* по числу таксонов в альгофлоре восточноевропейских тундр

Место семейства по числу таксонов	Семейства	Место семейства в разных местообитаниях		Число родов			Число видовых и внутривидовых таксонов		
		водоемы	почвы	водоемы	почвы	всего	водоемы	почвы	всего
1	*Nostocaceae*	1	2	7	5	8	78	36	87
2	*Phormidiaceae*	2	1	5	5	7	37	22	54
3	*Oscillatoriaceae*	3	4	3	3	3	35	12	42
4	*Merismopediaceae*	4	8—9	8	2	8	28	7	30
5	*Rivulariaceae*	5	6	4	3	4	27	9	28
6	*Pseudanabaenaceae*	6	3	5	3	5	21	16	26
7	*Synechococcaceae*	7	5	7	5	8	20	10	25
8	*Microcystaceae*	10	7	2	3	3	6	8	11
9	*Chroococcaceae*	8—9	10	2	2	3	8	6	10
10	*Microchaetaceae*	8—9	11—12	3	2	3	8	5	9
11	*Schizotrichaceae*	13	8—9	1	1	1	3	7	8
12	*Stigonemataceae*	18—19	11—12	1	1	1	1	5	5
13	*Homoeotrichaceae*	11—12	15—18	1	1	2	5	1	5
14	*Chamaesiphonaceae*	11—12	—	3	—	3	5	—	5
15	*Scytonemataceae*	14—17	13—14	1	1	1	2	3	4
16	*Fischerellaceae*	14—17	13—14	1	1	1	2	3	3
17	*Mastigocladaceae*	14—17	15—18	1	1	1	2	1	2
18	*Entophysalidaceae*	14—17	—	2	—	2	2	—	2
19	*Borziaceae*	18—19	15—18	1	1	1	1	1	2
20	*Gloeobactreaceae*	—	15—18	—	1	1	—	1	1

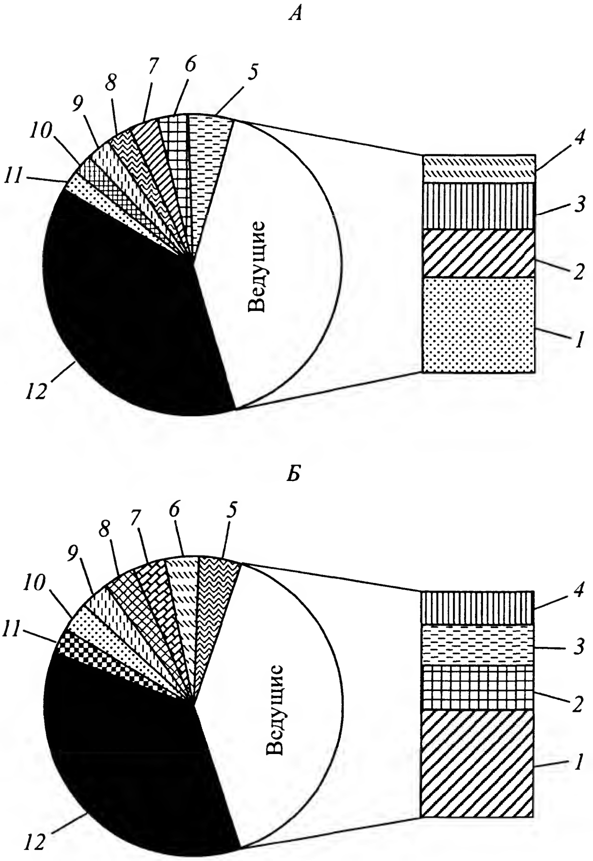


Рис. 2. Соотношение родов *Cyanophyta* по числу видовых и внутривидовых таксонов в альгофлоре водоемов (*А*) и почв (*Б*) восточноевропейских тундр.

А: *1 — Anabaena, 2 — Phormidium, 3 — Oscillatoria, 4 — Calothrix, 5 — Nostoc, 6 — Leptolyngbya, 7 — Aphanocapsa, 8 — Lyngbya, 9 — Chroococcus, 10 — Aphanothece, 11 — Rivularia, 12* — прочие. *Б*: *1 — Phormidium, 2 — Leptolyngbya, 3 — Nostoc, 4 — Oscillatoria, 5 — Schizothrix, 6 — Calothrix, 7 — Stigonema, 8 — Gloeocapsa, 9 — Chroococcus, 10 — Anabaena, 11 — Tolypothrix, 12* — прочие.

высокий ранг занимает *Pseudanabaenaceae*. Два последних семейства наряду с *Oscillatoriaceae* обычно лидируют в альгофлорах почв не только арктических регионов (Костиков, 1991), но и других природных зон (Базова, 1968; Новичкова-Иванова, 1980; Алексахина, Штина, 1984; Пивоварова, 1988; Приходькова, 1992, и др.).

Ведущими родами по числу видов в альгофлоре восточноевропейских тундр являются: *Anabaena* (52), *Phormidium* (40), *Oscillatoria* (31), *Nostoc* (20), *Calothrix* (17), *Leptolyngbya* (14), *Aphanocapsa* (11) и *Lyngbya* (10). Они составляют 54 % от общего разнообразия флоры синезеленых, остальные содержат менее 10 видов. Родовые спектры для водоемов и почв имеют заметные различия (рис. 2). В формировании облика флоры водных экосистем лидируют виды *Anabaena*, типичные для планктонных сообществ, высока доля видов родов, характерных для перифитона и бентоса лентических (*Oscillatoria*, *Phormidium*, частично *Nostoc*) и реофильных (*Calothrix*, ряд видов *Nostoc*) водоемов. В структурной организации почвенной альгофлоры заметное участие принимают таксоны, встречающиеся преимущественно в наземных сообществах (*Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Schizothrix*), а также в водных и наземных экосистемах (*Nostoc*, *Oscillatoria*, *Stigonema*).

Изучению влияния экологических факторов и географии синезеленых водорослей посвящено множество работ. Но лишь для незначительной части представителей этого отдела имеются эколого-географические характеристики. Из выявленного нами списка водорослей почти для половины видов сведений не найдено или они имеют противоречивый характер.

В составе сообществ обследованных водных экосистем (характеристики найдены для 111 видов) преобладают планктонные космополитные виды синезеленых водорослей, индифферентные по отношению к солености и pH (рис. 3). В наземных экосистемах (сведения найдены для 62 видов) также превалируют широко распространенные виды. Наиболее многочисленны космополиты (рис. 4). Экологический анализ синезеленых водорослей из почв Большеземельской тундры (Патова, 1994, 1995) показал существенную роль в формировании сообществ почвенных водорослей эдафофильных видов, относящихся к P, CF, C, PF жизненным формам. В большинстве своем это водоросли, способные переносить резкие колебания температуры и влажности воздуха и почвы, а также постоянный дефицит питательных элементов (Штина, 1982). Значительная доля эдафофильных видов отмечена среди почвенных синезеленых водорослей восточноевропейских тундр (рис. 4).

Хотя основу альгофлоры регионов Крайнего Севера формируют виды с широким зональным диапазоном распространения (Гецен и др., 1994), северный облик флоры синезеленых водорослей определяет ряд признаков. Одним из них является значительная роль одно-двухвидовых семейств, которые составляют 25 % общего числа семейств. Другим — большой процент маловидовых родов, доля которых для нашего региона равна 49 % (32 рода). Аналогичная картина наблюдается для

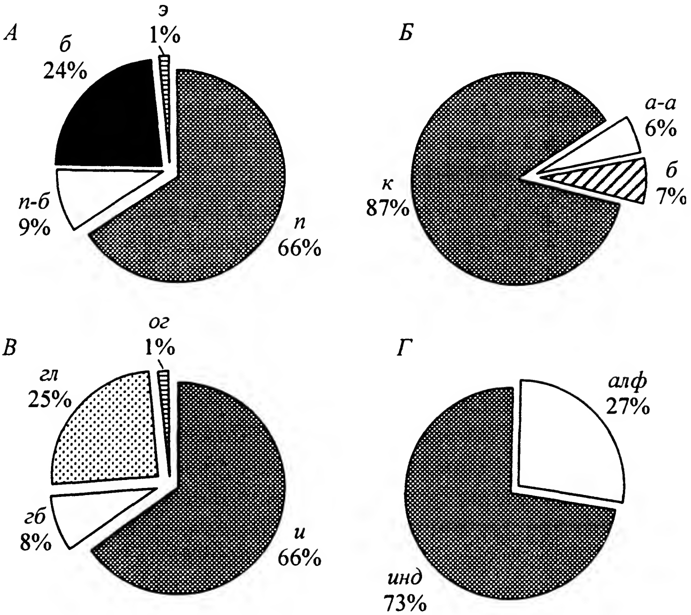


Рис. 3. Эколого-географические характеристики *Cyanophyta* водоемов восточноевропейских тундр.

А — по местообитанию: *б* — бентосные, *п* — планктонные, *п-б* — планкто-бентосные, э — эпибионтные; *Б* — по распространению: *а-а* — аркто-альпийские, *б* — бореальные, *к* — космополитные; *В* — по галобности: *гб* — галофобы, *гл* — галофилы, *и* — индифференты, *ог* — олигогалобы; *Г* — по отношению к pH: *алф* — алкалифилы, *инд* — индифференты.

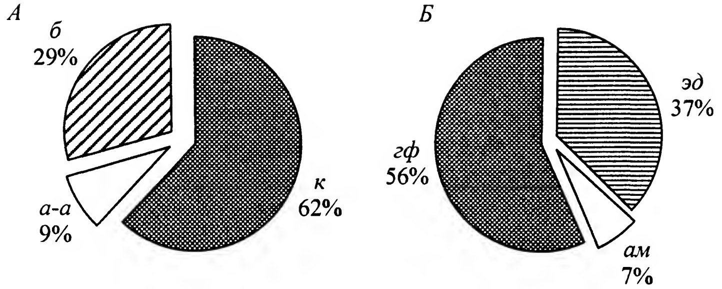


Рис. 4. Эколого-географические характеристики *Cyanophyta* почв восточноевропейских тундр.
А — по распространению: *а-а* — аркто-альпийские, *б* — бореальные, *к* — космополитные; *Б* — по местообитанию: *ам* — амфибиальные, *гф* — гидрофильные, *эд* — эдафофильные.

диатомовых и зеленых водорослей Большеземельской тундры (Гецен и др., 1994), альгофлор Якутии (Васильева, 1989) и Таймыра (Ермолаев и др., 1971; Сдобникова, 1986), для арктических флор высших растений (Ребристая, 1977; Матвеева, 1998).

Несмотря на преобладание в составе синезеленых водорослей космополитных и широко распространенных форм, северные черты флоры подчеркивает и группа аркто-альпийских и немногочисленных арктических видов. В число аркто-альпийских входят *Aphanothece microscopica* Näg., *Aphanocapsa elachista* var. *irregularis* B.-Peters., *Gloeocapsa alpina* (Näg.) Brand, *G. compacta* Kütz., *G. rupestris* Kütz., *Gloeothece confluens* Näg., *Gloeocapsopsis magma* (Bréb.) Kom. et Anagn., *Woronichinia compacta* (Lemm.) Kom. et Hind., *Stigonema informe* Kütz., *S. minutum* (Ag.) Hass., *Fischerella ambigua* f. *majuscula** (Woronich.) Elenk., *Nostoc commune* f. *ulvaceum* Elenk., *Scytonema crustaceum* Ag., *Tolypothrix lanata* Wartm., *Oscillatoria tenuis* f. *uralensis** (Woronich.) Elenk. Большинство из них играют важную роль в формировании водорослевых сообществ и являются доминантами.

Cyanophyta пресных водоемов восточноевропейских тундр

Представители этого отдела отмечены в обследованных водных объемах практически всех типов. Существенна их роль в формировании разнообразия, обилия и количественных характеристик сообществ пресноводных водорослей. Распределение синезеленых водорослей в альгофлорах высокоширотных регионов, приуроченных к водосборным территориям бассейнов рек, представлено в табл. 5. Заметные различия в видовом разнообразии синезеленых водорослей по районам в первую очередь связаны с неравноценностью проведенных исследований.

Реки. Разнообразие водорослей в реках этого региона остается наименее изученным до настоящего времени. Исключение составляет р. Печора, детальное исследование водорослей которой проведено М. В. Гецен (1973). Особенности гидрологии и гидрохимического режима обследованных нами тундровых рек приведены в ряде монографий и справочников (Власова, 1962; Гидрологическая..., 1965; Зверева, 1969; Хохлова, 2002, и др.).

В фитопланктоне синезеленые водоросли чаще всего отсутствуют или представлены очень низким числом видов *Anabaena*, *Gomphosphaeria*, *Merismopedia*, *Phormidium* и *Oscillatoria*. Наряду с планктонными встречаются бентосные и

---

* Здесь и далее отмечены виды, названия которых даны по старой номенклатуре, так как сведения об изменении их названий не найдены.

ТАБЛИЦА 5

Разнообразие *Cyanophyta* в высокоширотных регионах

Бассейны рек	Число видовых и внутривидовых таксонов	
	водоемы	почвы
Арктические острова		
Мелкая (Новая Земля)	45	24
Ильинка (Новая Земля)	32	16
Безымянная (о-в Вайгач)	39	39
Кривая (о-в Колгуев)	43	23
Большеземельская тундра		
Побережье Карского моря		
Кара	56	44
Побережье Баренцева моря		
Коротаиха	7	—
Море-Ю	60	54
Наульяха	35	48
Черная	28	15
Бассейн р. Печоры — Средняя Печора		
Большая и Малая Уса	101	69
Воркута	116	120
Сейда	50	—
Пага	27	12
Большая Роговая	69	—
Адзьва	53	—
Хоседа-Ю	35	28
Хараяха	52	12
Колва	34	48
Бассейн р. Печоры — Нижняя Печора		
Лая	10	—
Ижма	42	—
Ортина	76	34
Дельта Печоры	80	—
Малоземельская тундра		
Седуйяха	88	56
Хабуйка	76	42
Нерута	51	70

Примечание. «—» — исследования не проводились.

перифитонные формы, случайно попадающие в планктон в результате перемешивания вод или на определенных стадиях вегетационных циклов. «Цветение» воды, вызываемое синезелеными водорослями, характерно для рек более южных регионов (Сиренко, Гавриленко, 1978; Кондратьева, 2001, и др.), для обследованных водотоков отмечено только в зоне эстуария. Чаще всего «цветение» вызывали *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Anabaena circinalis* var. *macrospora* (Wittr.) D. T., *Phormidium granulatum* (Gardn.) Anagn., *Nodularia harveyana* (Thwait.) Thur.

В перифитоне и эпилитоне рек разнообразие синезеленых водорослей также невелико. При этом они часто преобладают по обилию и биомассе над представителями других отделов, формируя основу водорослевых сообществ. В альгоценозах наиболее постоянны *Tolypothrix tenuis* Kütz., *T. distorta* Kütz., *Nostoc coeruleum* Lyngb., *Calothrix parietina* (Kütz.) Thur., *Dichothrix gypsophila* (Kütz.) Born. et Flah., *Gloeotrichia pisum* (Ag.) Thur., *Rivularia haematites* (DC.) Ag. В верховьях рек, берущих начало на Полярном и Приполярном Урале, кроме этих видов в перифитоне часто отмечали *Chamaesiphon incrustans* Grun., *C. confervicola* A. Br., *Siphononema polonicum* Geitl. и *Cyanophanon mirabile* Geitl.

В комплексе видов бентоса чаще других представлены виды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*, *Microcystis* и *Gloeocapsa*, что характерно для донных сообществ разных типов водоемов (Кондратьева, 2001). С высоким обилием в бентосе тундровых рек встречены *Oscillatoria limosa* Ag., *O. gracilis** Böcher, *Phormidium tenue* (Ag.) Anagn. et Kom., *P. amphibium* (Ag.) Anagn. et Kom., *P. amoenum* Kütz., *Jaaginema geminatum* (Menegh.) Anagn. et Kom., *Merismopedia punctata* Meyen, *Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg., *Nostoc linckia* (Roth) Born. В сообществах бентоса синезеленым наряду с диатомовыми водорослями принадлежит ведущая роль.

Озера. На территории восточноевропейских тундр исследованиями были охвачены озера разного типа, сведения о географии и гидрохимии которых приведены в значительном числе публикаций (Зверева, 1962; Власова, Голдина, 1967; Голдина, 1972; Хохлова, 2002, и др.).

В фитопланктоне обследованных озер синезеленые водоросли были представлены с разным обилием — от массового развития до полного отсутствия.

Именно синезеленые водоросли являются ведущей группой, вызывающей «цветение» северных водоемов (Миронова, Покровская, 1967; Гецен, 1985; Трифонова, Петрова, 1994). Из всего выявленного разнообразия около 20 видов являются доминантами и способны вызывать «цветение» тундровых озер. Это представители родов *Anabaena*, *Nostoc*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Rivularia* и *Gloeotrichia*.

Среди видов, вызывающих «цветение» термокарстовых и ледниковых озер, чаще других отмечены: *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. f. *flos-aquae*, *A. flos-aquae* f. *intermedia* (Woronich.) Elenk., *A. lemmermannii* P. Richt., *A. solitaria* Kleb., *A. smithii* (Kom.) M. Watanabe, *A. circinalis*, *Nostoc linckia*, *Oscillatoria limosa*, *Gloeotrichia echinulata* (J. S. Smith) P. Richt., *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk.* (Patova, 2003). Другие исследователи указывают на массовое развитие *Anabaena tenericaulis* Nygaard, *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Kom.-Legn. et Cronb., *A. verrucosa* B.-Peters. (Миронова, Покровская, 1967; Гецен, 1985; Трифонова, Петрова, 1994). К часто встречающимся с высоким обилием видам в таких озерах могут быть отнесены *Snowella lacustris* (Chod.) Kom. et Hind., *Gomphosphaeria aponina* Kütz., *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg., *Merismopedia tenuissima* Lemm., *Trichormus variabilis* (Kütz.) Kom. et Anagn., *Nostoc paludosum* Kütz.

В пойменных озерах наряду с перечисленными выше видами *Anabaena* отмечено «цветение» *Gloeotrichia echinulata* и *Rivularia planctonica* Elenk. и высокое обилие *A. inaequalis* (Kütz.) Born. et Flah., *A. zinserlingii* Kossinsk., *Aulosira laxa* Kirchn., *Nostoc linckia*, *N. paludosum*, а также видов *Gomphosphaeria*, *Snowella*, *Woronichinia* и *Microcystis*.

В планктоне лайдовых озер, испытывающих влияние морских вод, в массе развиваются виды, предпочитающие условия повышенной минерализации. В течение ряда лет в июле—августе наблюдали «цветение» водоемов, расположенных в зоне влиянии приливов-отливов в дельте р. Печоры и на побережье Баренцева моря.

вызванное *Aphanizomenon flos-aquae*, *Nodularia harveyana*, *N. spumigena* Mert., *Tychonema bornetii* (Zukal) Anagn. et Kom., *Lyngbya hieronymusii* Lemm. и *L. majuscula* Harv. (Патова, 2001). Ряд этих видов Р. Н. Белякова (2002) приводит в списке альгофлоры юго-восточной части Баренцева моря.

Массовое развитие *Cyanophyta* в фитопланктоне тундровых озер разного типа, преобладание в планктоне крупных колониальных и нитчатых форм позволяют говорить о значительном вкладе этой группы в продукцию фитопланктонных сообществ. В Большеземельской тундре их численность может достигать 1.5—20 млн кл/л, при этом синезеленые водоросли формируют до 20—80 % биомассы (Миронова, Покровская, 1967; Гецен, 1985; Трифонова, Петрова, 1994).

Наиболее разнообразными по составу в озерах являются водоросли бентоса, среди которых многочисленны и относительно хорошо изучены представители перифитона. Чаще других в доминирующие комплексы перифитона тундровых озер входят виды *Anabaena*, *Nostoc*, *Tolypothrix*, *Hapalosiphon* и *Stigonema*. Среди постоянных компонентов перифитона озер всех типов можно отметить *Anabaena cylindrica* Lemm., *A. affinis* Lemm., *A. lapponica* Borge, *Trichormus variabilis*, *Tolypothrix tenuis*, *T. distorta*, *Calothrix parietina*, *Nostoc linckia*, *N. paludosum*, *N. punctiforme* (Kütz.), Hariot, *Gloeotrichia pisum* и др. Эти виды часто встречаются — также в перифитоне водоемов Якутии и Таймыра (Ермолаев и др., 1971; Комаренко, Васильева, 1975).

В перифитоне мхов и макрофитов термокарстовых и заболоченных озер в массе встречаются *Hapalosiphon fontinalis* (Ag.) Born., *H. intricatus* W. et G. S. West, *Stigonema ocellatum* (Dillw.) Thur., *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Näg., *C. cohaerens* (Kütz.) Näg., *Scytonema ocellatum* Lyngb., *S. mirabile* (Dillw.) Born., в озерах на Полярном Урале кроме перечисленных видов — *Scytonema crispum* (Ag.) Born., *Chamaesiphon incrustans*, *C. rostafinskii* Hansg. и *C. confervicola*.

На дне водоемов в бентосе самым распространенным водорослевым компонентом являются диатомовые, а синезеленые водоросли находятся на втором-третьем местах (Стенина, Коюшева, 1982; Гецен, 1985). Здесь среди синезеленых водорослей наиболее широко представлены и преобладают по обилию осциллаториевые: *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *P. boryanum* Kütz., *P. molle* (Kütz.) Gom., *Oscillatoria limosa*, *O. proboscidea* Gom., *O. tenuis* f. *uralensis*, формирующие разрастания в виде пленок, а также некоторые виды *Nostoc*, *Chroococcus*, *Aphanocapsa*, *Microcystis* и *Aphanothece*. Для мелководных тундровых озер характерным является массовое развитие на дне крупных колоний ностоков. Среди них наиболее часто упоминается *Nostoc coeruleum* (Миронова, Покровская, 1967). Нередко встречаются макроскопические шаровидные колонии *N. pruniforme* Ag., *N. linckia* и лопастные — *N. commune*, достигающие 20—30 см в диам. Изредка в пойменных водоемах бассейнов горных рек Кара и Уса наблюдается массовое развитие колоний *N. verrucosum* Vauch. Кроме вышеперечисленных видов ностока в лайдовых озерах побережья Баренцева моря отмечены макроскопические колонии *Rivularia haematites*, *R. biasolettiana* (Menegh.) Born. et Flah. и *Gloeocapsa alpina*.

Комплексы синезеленых водорослей всех изученных сообществ отражают экологические условия водоемов. Большинство обследованных могут быть охарактеризованы по составу синезеленых водорослей как озера с низкой минерализацией, слабокислой, нейтральной реакцией среды, что является типичным для тундровых регионов в целом (Власов, Голдина, 1967). Видовой состав синезеленых водорослей в обследованных тундровых водоемах оказался малооригинальным и в основном представлен видами, которые широко распространены в других географических зонах Евразии.

Cyanophyta в наземных экосистемах восточноевропейских тундр

Изучение разнообразия синезеленых водорослей в тундровых почвах было сосредоточено в основном в окрестностях г. Воркуты (Дорогостайская, Новичкова-Иванова, 1967; Перминова, Гецен, 1979; Перминова и др., 1982; Гецен, 1985; Гецен и др., 1994; Патова, 1994, 1995, 1996; Getzen et al., 1997) (табл. 1). Остальные районы остаются малоизученными. Почвенно-альгологические сборы были проведены нами в разных районах (табл. 5), но из-за труднодоступности наблюдения в большинстве из них были односезонными.

Синезеленые водоросли распространены в самых разных вариантах наземных фитоценозов, а в 50 % из них они входят в доминирующие комплексы водорослевых синузий. Наряду с представителями других отделов они образуют все основные экологические группы эдафофильных сообществ водорослей (Патова, 1995). Из всего выявленного разнообразия синезеленых водорослей к почвам приурочено 66 видов.

Наиболее богатыми по составу являются группировки водно-наземных (обитают на поверхности постоянно увлажненных почв) и наземных водорослей (разрастающихся на поверхности почвы в условиях атмосферного увлажнения). В число доминантов этих группировок входят *Nostoc commune* f. *commune*, *N. commune* f. *ulvaceum*, *N. punctiforme*, *N. linckia*, *Stigonema ocellatum*, *S. minutum*, *Anabaena oscillarioides* Bory, *Symplocastrum friesii* (Ag.) Kirchn., *Microcystis pulverea* f. *pulverea**, *Trichormus variabilis*, *Leptolyngbya boryana* (Gom.) Anagn. et Kom., *Tolypothrix tenuis*, *T. distorta*, *Hapalosiphon fontinalis*, *Scytonema ocellatum*, *S. crustaceum*. Наибольшие количественные показатели (численность — 4.9 млн кл/г почвы, биомасса — до 4 г) зарегистрированы в пятнистых тундрах с нарушенным из-за криогенных процессов растительным покровом и вследствие этого с большим числом удобных полигонов для поселения водорослей (Патова, 1994). Собственно почвенные водоросли (обитают в толще почв) по составу немногочисленны. Это связано с суровыми условиями их обитания на Крайнем Севере (Кошелева, Новичкова, 1958; Новичкова-Иванова, 1963; Штина, 1982; Пийн и др., 1984; Сдобникова, 1986). К часто встречаемым видам с относительно высоким обилием относятся *Chroococcus cohaerens*, *Synechocystis aquatilis* Sauv., *Cyanothece aeruginosa* (Näg.) Kom., *Cyanobacterium cedrorum* (Sauv.) Kom. et al., *Leptolyngbya boryana*, *L. foveolarum* (Mont.) Anagn. et Kom., *Phormidium ambiguum* Gom., *P. animale* (Ag.) Anagn. et Kom., *Nostoc punctiforme*, *N. linckia*, *N. microscopicum* Carm., *Anabaena cylindrica* и *A. oscillarioides*. Аэрофильные водоросли представлены в основном эпифитирующими на мхах видами — *Chroococcus turgidus*, *Symplocastrum friesii*, *Hapalosiphon fontinalis*, *Nostoc commune* f. *ulvaceum*, *Fischerella muscicola* (Thur.) Gom. и др.

В основном разнообразие почвенных синезеленых водорослей в восточноевропейских тундрах, как и в водоемах, формируют широко распространенные виды. Специфические особенности их распределения по разным типам тундровых ландшафтов определяются экологическими условиями и в первую очередь типом почв и растительных сообществ (Новичкова-Иванова, 1963, 1982; Пийн и др., 1984; Патова, 1994, 1996; Gezen et al., 1997).

Интенсивное промышленное освоение Крайнего Севера, связанное преимущественно с разведкой и добычей угля и нефти, приводит к изменению природных ландшафтов, накоплению в водоемах и почвах загрязняющих веществ. Это влечет за собой перестройку водной и наземной тундровой биоты, снижение биологического разнообразия ее компонентов, включая и водоросли. Проведенные исследования позволили установить некоторые закономерности изменения состава и структуры пресноводных и почвенных водорослей, которые происходят при воздействии различных загрязнений и являются отражением реакции видов на изменения физико-химических свойств водной и наземной среды (Гецен и др., 1994).

В условиях сильного антропогенного пресса как для синезеленых, так и для представителей других отделов водорослей, наблюдается резкое снижение показателей биоразнообразия. При этом обилие ряда видов может быть высоким. Упрощается структура сообществ. Происходит перестройка доминирующих комплексов водорослей. Из сообществ исчезают типичные для арктических регионов водоросли и возрастает роль космополитных видов. Это свидетельствует о стирании зональных особенностей альгоценозов. Снижается интенсивность большинства жизненно важных физиологических функций, включая фитосинтез и азотфиксацию (Гецен и др., 1994; Патова и др., 2000а; Patova, Sivkov, 2002). Изменения на функциональном уровне вызваны повышенным накоплением тяжелых металлов и других поллютантов (Патова и др., 2000б; Patova, Sivkov, 2003).

Таким образом, проведенные исследования позволили расширить представления о биологическом разнообразии *Cyanophyta* на Крайнем Севере, подтвердили взгляды о том, что в таксономической структуре альгофлоры арктических регионов синезеленые водоросли входят в число ведущих отделов водорослей и широко представлены в разнообразных экологических группах водных и наземных экосистем. В настоящее время таксономические списки этого отдела внесены в базу данных Института биологии Коми НЦ УрО «ГИС-Арктика XXI», где в разделе по водорослям для каждого вида будут представлены данные о систематическом положении, эколого-географических характеристиках, экологических условиях в местах сбора и распространении в восточноевропейских тундрах с привязкой к географическим координатам.

Благодарности

Автор признателен научному консультанту М. В. Гецен и сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН Е. Е. Кулюгиной, А. С. Стениной, М. Д. Сивкову, Л. Н. Рыбину за полезные замечания и помощь при подготовке статьи, а также А. С. Стениной, С. В. Вавиловой, Л. Г. Хохловой за сборы проб в ряде районов.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-63011, 98-04-48390), гранта № 282 — 6-го конкурса-экспертизы 1999 г. научных проектов молодых ученых РАН по фундаментальным и прикладным исследованиям и частичной поддержке проекта SPICE (Sustainable Development of the Pechora Region in a Changing Environment and Society), контракт ЕС № ICA2-CT-2000-10018.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М., 1984. 149 с.

Базова Г. А. Почвенные водоросли высокогорий Памира. Душанбе, 1968. 171 с.

Баринова С. С., Анисимова О. В., Медведева Л. А. Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М., 2000. 150 с.

Белякова Р. Н. Cyanophyta юго-восточной части Баренцева моря // Новости сист. низш. раст. СПб., 2002. Т. 36. С. 12—18.

Васильева И. И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей Якутии: Препринт. Якутск, 1989. 48 с.

Власова Т. А. Химизм поверхностных вод бассейна р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л., 1962. С. 16—38.

Власова Т. А., Голдина Л. П. Материалы по гидрохимии некоторых озер восточной части Большеземельской тундры. Сыктывкар, 1967. С. 65—75.

Воронихин Н. Н. Водоросли Полярного и Северного Урала // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Л., 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 3—80.

Воронихин Н. Н. Водоросли Большеземельской тундры, собранные В. Н. Андреевым в 1930 г. и Ф. В. Самбуком в 1931 г.: Рукопись. Фонды Ленингр. отд. АН СССР. Л., 1931. Ф. 884. Оп. 1. № 85.

Гецен М. В. Материалы по альгофлоре системы тундровых озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера. М., 1966. С. 22—36.

Гецен М. В. Водоросли бассейна Печоры. Состав и распространение. Л., 1973. 147 с.

Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л., 1985. 165 с.

Гецен М. В., Патова Е. Н. Азотфиксирующие водоросли фитоценозов Воркутинской тундры // Индикационная роль споровых растений Воркутинской тундры в условиях антропогенного воздействия. Сыктывкар, 1991. С. 136—154. Деп. в ВИНИТИ 31.10.1991, № 4169-В91.

Гецен М. В., Патова Е. Н. Азотфиксирующий компонент в структуре почвенной альгофлоры // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. Сыктывкар, 1994. С. 72—89.

Гецен М. В., Стенина А. С. Algae (систематический список) // Флора и фауна водоемов европейского Севера. Л., 1978. С. 109—150.

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 148 с.

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Изучение водорослей Большеземельской тундры: традиции и современные тенденции // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Сыктывкар, 2002. С. 15—24.

Гидрологическая изученность (Северный край). Л., 1965. Т. 3. 610 с.

Голдина А. П. География озер Большеземельской тундры. Л., 1972. 101 с.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1953. Вып. 2. 653 с.

Давыдов Д. А. Предварительные данные о цианофлоре Мурманской области // Микология и альгология 2004: Матер. юбилейной конф. «85 лет кафедре микологии и альгологии МГУ им. М. В. Ломоносова». М., 2004. С. 51—52.

Дорогостайская Е. В. К вопросу о почвенной альгофлоре пятнистых тундр Крайнего Севера // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 3. С. 312—321.

Дорогостайская Е. В., Новичкова-Иванова Л. Н. Об изменении альгофлоры тундровых почв в результате их освоения // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 4. С. 461—468.

Дорохова М. Ф. Формирование и значение группировок почвенных водорослей в условиях промышленного загрязнения (на примере угледобычи): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.

Ермолаев В. И. Общая характеристика альгофлоры водоемов Таймыра // Биол. проблемы Севера: Тез. докл. IX симпоз. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 61.

Ермолаев В. И., Левадная Г. Д., Сафонова Т. А. Альгофлора водоемов окрестностей Таймырского стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1971. С. 116—129.

Зверева О. С. Бассейн р. Усы (Физико-географический очерк) // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л., 1962. С. 4—15.

Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л., 1969. 280 с.

Зимонина Н. М. Почвенные водоросли в условиях нефтяного загрязнения (на примере Возейского месторождения Усинского района Республики Коми): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1996. 27 с.

Зимонина Н. М. Почвенные водоросли нефтезагрязненных земель. Киров, 1998. 170 с.

Зимонина Н. М. Водоросли техногенных ландшафтов на Крайнем Севере // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Сыктывкар, 2002. С. 25—32.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.

Комулайнен С. Ф. Формирование структуры фитоперифитона рек Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 23 с.

Кондратьєва Н. В. Визначник прісноводних водоростей УРСР. Вип. 1. Синьозелені водорості — *Cyanophyta*. Київ, 1968. Ч. 2. 253 с.

Кондратьева Н. В. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Прокариотические водоросли. Киев, 2001. Вып. 1. Ч. 2. 342 с.

Костиков И. Ю. К вопросу о зональных особенностях состава почвенных водорослей // Альгология. 1991. Т. 1. № 4. С. 15—22.

Кошелева И. Г., Новичкова Л. Н. О пятнистых тундрах Западной Сибири и их альгофлоре // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С. 1478—1485.

Кукк Э. Г. Альгофлора Полярного Урала и окрестностей Сивой Маски // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 262—265.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики // Тр. БИН РАН. СПб., 1998. Вып. 21. 220 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 239 с.

Миронова Н. Л., Покровская Т. Н. Лимнологические исследования в Западной части Большеземельской тундры // Типология озер. М., 1967. С. 103—135.

Никулина В. Н. Фитопланктон // Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975. Ч. 2. С. 37—52.

Новичкова-Иванова Л. Н. Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 1. С. 42—53.

Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л., 1980. 256 с.

Новичкова-Иванова Л. Н. Современные направления и методы фитоценологического изучения почвенных водорослей тундры // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар, 1982. С. 15—21.

Патова Е. Н. Почвенные азотфиксирующие водоросли в фитоценозах Большеземельской тундры. Сыктывкар, 1994. 20 с.

Патова Е. Н. Почвенные азотфиксирующие водоросли в фитоценозах Большеземельской тундры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 21 с.

Патова Е. Н. Почвенные синезеленые водоросли в фитоценозах Воркутинской тундры // Биоиндикация состояния природной среды Воркутинской тундры. Сыктывкар, 1996. С. 49—62.

Патова Е. Н. Первые сведения о синезеленых водорослях Ненецкого заповедника // Новости сист. низш. раст. СПб., 2001. Т. 34. С. 34—38.

Патова Е. Н., Гецен М. В., Сивков М. Д. Nostoc commune Vauch. (*Cyanophyta*) в тундрах российского сектора Арктики // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 1. С. 71—80.

Патова Е. Н., Сивков М. Д., Гецен М. В. Аккумуляция металлов почвенной азотфиксирующей водорослью *Nostoc commune* Vauch. (в условиях восточноевропейских тундр) // Альгология. 2000б. Т. 10. № 2. С. 10—15.

Перминова Г. Н. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. 41 с. Деп. в ВИНИТИ, № 4471-В90.

Перминова Г. Н., Гецен М. В. Состав альгофлоры целинных и подвергшихся освоению почв // Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в восточноевропейской тундре. Л., 1979. С. 54—64.

Перминова Г. Н., Кабиров Р. Р., Киприянов В. М. Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар, 1982. С. 81—94.

Пивоварова Ж. Ф. Почвенные водоросли горных степей азиатской части СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1988. 32 с.

Пийн Т. Х., Сдобникова Н. В., Паринкина О. М. Начальные стадии зарастания пятен голого грунта в южных тундрах Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984. С. 20—50.

Попова Э. И. Результаты гидробиологических исследований в системе притоков р. Усы // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л., 1962. С. 136—175.

Приходькова Л. П. Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины. Киев, 1992. 216 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Сдобникова Н. В. Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 68—79.

Станиславская Е. В. Перифитон и его продукция // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. СПб., 1994. С. 120—127.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли перифитона водоемов Воркутинской тундры в условиях антропогенного воздействия // Индикационная роль споровых растений Воркутинской тундры в условиях антропогенного воздействия. Сыктывкар, 1991. С. 58—99. Деп. в ВИНИТИ 31.10.1991, № 4169-В91.

Стенина А. С. Состав и структура диатомовых комплексов естественных и антропогенно измененных водоемов // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. Сыктывкар, 1994. С. 44—60.

Стенина А. С., Коюшева Т. А. Диатомовые водоросли бентоса оз. Амбарты (Большеземельская тундра) // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар, 1982. С. 39—53.

Сиренко Л. А., Гавриленко М. Я. «Цветение» воды и эвтрофирование. Киев, 1978. 230 с.

Трифонова И. С., Петрова А. Л. Структура и динамика биомассы фитопланктона // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. СПб., 1994. С. 80—109.

Хохлова Л. Г. Гидрохимическая изученность поверхностных вод Большеземельской тундры // Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры. Сыктывкар, 2002. С. 5—14.

Чернов В. К. Материалы по водорослям Печоры и некоторым водоемам ее бассейна // Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М.; Л., 1953. С. 218—225.

Шаров А. Н. Структура фитопланктона водоемов Крайнего Севера в условиях техногенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 23 с.

Ширшов П. П. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Тр. Аркт. ин-та. Л., 1935. Т. 14. С. 73—162.

Штина Э. А. Почвенные водоросли Крайнего Севера и значение их для оценки антропогенных изменений тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар, 1982. С. 4—15.

Штина Э. А., Андронова М. Ф. Роль почвенных водорослей в восстановлении нарушенных экосистем тундры // Охрана растительного мира северных регионов: Матер. Всесоюз. совещ. Сыктывкар, 1984. Т. 2. С. 67—70.

Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 143 с.

Штина Э. А., Кабиров Р. Р., Хайбуллина Л. С. и др. Список водорослей, обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР. Уфа, 1998. 33 с. Деп. в ВИНИТИ № 3759-В98.

Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Под ред. В. Н. Паутовой, Г. С. Розенберга. Тольятти, 1999. 264 с.

Anagnostidis K. Nomenclatural changes in cyanoprokaryotic order *Oscillatoriales* // Preslia. 2001. Vol. 73. N 4. P. 359—375.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 — *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. H. 1—4. (Algological Studies 50—53). P. 327—472.

Getzen M. V., Kostajev V. J., Patova E. N. Role of nitrogen-fixing cryptogamic plants in tundra // Disturbers and recovery in Arctic lands an ecological perspective. Netherlands, 1997. P. 135—150.

Holmgren S. K. Phytoplankton production in a lake north of the Arctic circle. Pt 1—2. Upsala, 1968. 42 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2 — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. 73. H. 2. (Algological Studies 43). P. 157—226.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4 — *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. 1989. Suppl. 82. H. 3. (Algological Studies 56). P. 247—345.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota I. *Chroococcales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19 (1). Jena et al., 1998. 643 p.

Patova E. Bloom-forming *Cyanophyta/Cyanobacteria* in tundra water bodies (east-European Russia) // Algae and the biological state of waters — a treat or a support? Abstr. 22nd Intern. Symp. by the Phycological Section of the Polish Botanical Society (Olsztyn-Mierki, May 15—18, 2003). Olsztyn, 2003. P. 99.

Patova E., Sivkov M. Diversity of soil *Cyanophyta*, CO_2—gas exchange and acetylene reduction of the soil crust in the cryogenic soils (East-European tundra) // Nova Hedwigia. 2002. Bd 123. P. 387—395.

Patova E., Sivkov M. Accumulation of heavy metals by *Nostoc commune* (*Cyanoprokaryota*) in terrestrial tundra ecosystems of the Russian Arctic // Arch. Hydrobiol. 2003. Suppl. 148. (Algological Studies 109). P. 469—473.

Skulberg O. M. Terrestrial and limnic algae and cyanobacteria // A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and Cyanobacteria / Ed. by A. Elvebakk, P. Prestrud. Oslo, 1996. P. 383—395.

Thomasson K. Zur Planktonkunde Spitzbergens, 2 // Hydrobiologie. 1961. Vol. 18. P. 192—198.

SUMMARY

The diversity and distribution of *Cyanophyta/Cyanobacteria* was studied in freshwater and terrestrial ecosystems of the typical arctic and sub-arctic tundras of the East European Russia. Samples were taken in June—September of 1989—2001 in the Bolshezemelskaya and the Malozemelskaya Tundras and some arctic islands. *Cyanophyta* are shown to be one of key groups in the taxonomic structure of algae flora of the studied regions. 307 *Cyanophyta* species have been recorded in various plant communities of freshwater and terrestrial ecosystems of the East European tundras. 291 species were found in waterbodies and 153 in soils. They belong to 4 orders, 20 families and 66 genera (over 14 % of the total number of algae in the region). The families *Nostocaceae* (87 species of 8 genera) and *Phormidiaceae* (54 species of 7 genera) show the highest species diversity. 31 % of the total number of *Cyanophyta* code are heterocystic algae potentially able to nitrogen fixation.

УДК 581.526.323.2 (470.54)

© Е. А. Бутакова, Е. В. Станиславская

ПЕРИФИТОН БАССЕЙНА РЕКИ ИСЕТЬ (СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

E. A. BUTAKOVA, E. V. STANISLAVSKAYA. THE PERIPHYTON OF THE ISET RIVER BASIN

Институт озероведения РАН
Санкт-Петербург
E-mail: stanlen@mai.ru

Поступила 12.02.2002
Окончательный вариант получен 19.02.2004

Изучено видовое разнообразие водорослей перифитона бассейна р. Исеть на территории Свердловской обл. Определены структура и динамика биомассы в летний период. В составе перифитона преобладают диатомовые и зеленые водоросли. Результаты сапробиологического анализа по методу Пантле и Бука позволяют отнести воды изученных рек к категории умеренно загрязненных.

Ключевые слова: перифитон, структура и динамика биомассы, комплексы доминирующих видов, индексы сапробности.

Р. Исеть вытекает из Исетского оз., течет на восток, впадает в р. Тобол, являясь его левым притоком. В верхнем течении река пересекает восточный склон Среднего Урала. Она принимает много притоков, среди которых реки Решетка с притоком Чашей, Патрушиха, Сысерть (рис. 1). Исеть протекает через центр Свердловского промышленного района. На ее берегах расположено много населенных пунктов, среди которых самыми крупными являются города Екатеринбург и Каменск-Уральский. Вследствие этого река и ее притоки испытывают сильную антропогенную нагрузку, их воды в определенной степени загрязнены.

Перифитон р. Исеть и ее притоков практически не изучен. Существуют всего 2 работы, посвященные этому вопросу. В статье С. И. Колосовой (1939) приведен видовой состав водорослей перифитона, бентоса и планктона рек Шитовской исток и Черная (истоки Исети), оз. Исетского и Верхне-Исетского пруда. В составе альгофлоры этих водоемов автор отмечает 136 видов, разновидностей и форм водорослей из 5 отделов (золотистые — 4, динофитовые — 1, эвгленовые — 1, зеленые — 36, диатомовые — 94). Большинство видов из этого списка отмечались и в наших материалах. Анализируя флору планктона, бентоса и перифитона по числу видов-индикаторов сапробности, Колосова (1939) приходит к выводу, что в Исетском оз. преобладает о-β-мезосапробный комплекс, а в Верхне-Исетском пруду — β-мезосапробный, поэтому вода из этих водоемов ограниченно пригодна для целей водоснабжения Екатеринбурга. Изучению альгофлоры рек Исети, Чусовой, а также их притоков посвящена работа Д. В. Белихова (1964), в которой наряду с фитопланктоном приведены доминирующие виды «перифитона и обрастаний». Им к комплексу доминирующих видов перифитона были причислены: *Lyngbya kuetzingiana*, *Oscillatoria tenuis*, *O. splendida*, *Rivularia* sp., *Phormidium subfuscum*, *Diatoma vulgaris*, *Cymbella* sp., *Epithemia* sp., *Aulacoseira italica*, *A. granulata*, *Melosira varians*, *Navicula radiosa*, *Navicula* sp., *Synedra ulna*, *Synedra* sp., *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Scenedesmus acuminatus*, *S. quadricauda*, *Stigeoclonium tenue*, *Cladophora glomerata*. Большинство перечисленных видов в настоящее время являются массовыми и постоянно встречаются в перифитоне р. Исеть и ее притоков.

Цель настоящей работы состояла в изучении видового состава, структуры и динамики биомассы водорослей перифитона р. Исеть и ее притоков, а также в проведении сапробиологического анализа их вод.

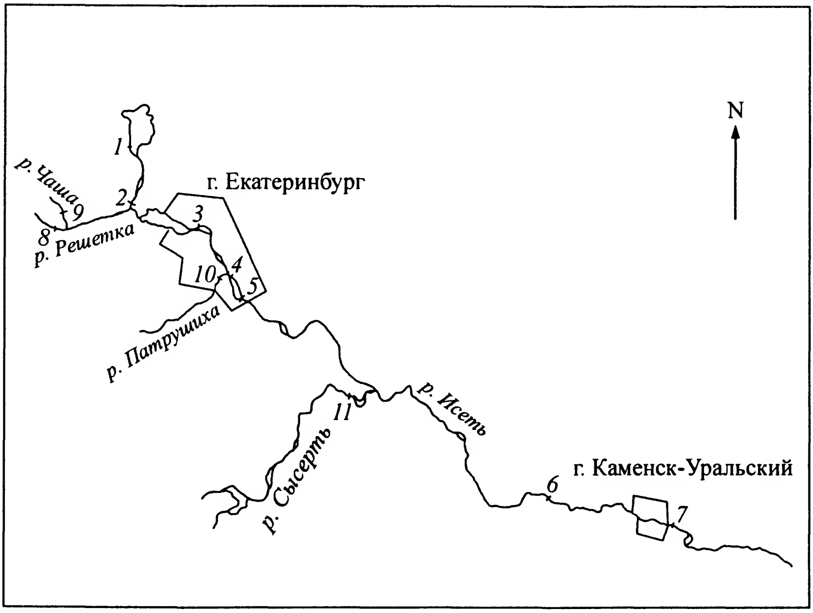


Рис. 1. Карта-схема района исследования:

Ст. *1* — Исетское оз.; ст. *2* — пос. Палкино, г. Екатеринбург; ст. *3* — городской пруд; ст. *4* — Нижне-Исетский пруд (начало); ст. *5* — Нижне-Исетский пруд (конец); ст. *6* — порог Ревун; ст. *7* — г. Каменск-Уральский, ст. *8* — р. Решетка; ст. *9* — р. Чаша; ст. *10* — р. Патрушиха; ст. *11* — р. Сысерть.

Материал и методика

Материалом послужили 100 качественных и количественных проб водорослей перифитона (эпилитона и эпифитона) р. Исеть и ее притоков, собранных в 1998—2000 гг. на 11 станциях (рис. 1). В июле—августе 1998 и 2000 гг. выполнены качественные сборы, в июне—августе 1999 г. — количественные.

Наиболее распространенными из высшей водной растительности в исследованных реках были тростник (*Phragmites australis* (Cav.) Trin.), осока (*Carex* sp.), камыш (*Scirpus lacustris* L.), ежеголовник (*Sparganium simplex* Huds.), белокрыльник (*Calla palustris* L.). При сборе проб камни и срезанные стебли растений извлекали из воды, водоросли счищали с субстрата с помощью зубной щетки в 100 мл профильтрованной речной воды. Пробы фиксировали 40 %-м раствором формалина. Количественные пробы просчитывали в камере Нажотта (0.05 мл). Биомассу водорослей определяли счетно-объемным методом (Гусева, 1959). Площадь поверхности камней и листьев определяли планиметрически, поверхность стеблей приравнивали к поверхности цилиндра. Биомассу рассчитывали в мг/см^2. Индекс сапробности вычисляли по методу Пантле и Бука (Pantle, Buck, цит. по: Никулина, 1976а; Водоросли..., 1989). Планктонные виды, обнаруженные в количественных пробах, считали осевшими на субстрат и учитывали при подсчете биомассы и индекса сапробности. Для определения видов водорослей использовали следующие руководства: «Определитель пресноводных водорослей СССР» (1951—1982); Krammer, Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, b); Е. К. Косинская (1960); П. М. Царенко (1990). Во флористическом списке таксоны расположены по системе, принятой в справочнике «Водоросли» (1989), зеленые хлорококковые водоросли — по системе П. М. Царенко (1990), диатомовые — по системе F. Round et al. (1990).

Данные по экологии и распространению видов взяты из вышеприведенных определителей и работ А. И. Прошкиной-Лавренко (1953), А. В. Макрушина (1974), И. С. Трифоновой (1979), Г. В. Кузьмина (1985), «Водоросли» (1989), А. Г. Охапкина (1994), С. Ф. Комулайнена (1996), Л. Г. Корневой и др. (1999), С. С. Бариновой, Л. А. Медведевой (2000).

Результаты и обсуждение

В составе перифитона бассейна р. Исеть обнаружено 218 видов (248 видов и разновидностей) водорослей из 8 отделов: *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Cyanophyta*, *Euglenophyta*, *Dinophyta*, *Xanthophyta*, *Chrysophyta*, *Rhodophyta* (табл. 1). Наиболее богатыми по количеству видов были отделы *Bacillariophyta* (45 %) и *Chlorophyta* (35 %). Среди диатомовых водорослей по количеству таксонов в исследованных реках выделялись роды *Cymbella* (10 видов), *Navicula* (9), *Pinnularia* (8), *Nitzschia* (8), *Gomphonema* (6), *Achnanthes* (5), *Fragilaria* (4). Наиболее часто встречались виды *Synedra ulna*, *S. acus*, *Gomphonema parvulum*, *Diatoma vulgaris*, *D. tenuis* var. *elongatum*, *Melosira varians*, *Cymatopleura solea*, *Tabellaria flocculosa*, *Achnanthes lanceolata*, *A. minutissima*, *Navicula menisculus*, *N. rhynchocephala*, *N. radiosa*. Среди зеленых водорослей наиболее разнообразными были представлены порядок *Chlorococcales*, в котором наибольшее количество видов (15) принадлежало ро-

ТАБЛИЦА 1

Таксономический состав и экологические особенности водорослей перифитона бассейна р. Исеть

Таксоны	Местообитание	Распространение	Галобность	Ацидофильность	Сапробность
Отдел *CYANOPHYTA*					
Merismopedia punctata Meyen	п	к	н	ин	β
M. tenuissima Lemm.	п	к	и	ин	α—β
Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk.	п	к	и	ин	β
M. ichtioblabe Kütz.	п	—	—	—	—
M. pulverea (Wood) Forti emend. Elenk.	п	к	и	—	β
Aphanothece castagnei (Bréb.) Rabenh.	п о	к	—	—	
Coelosphaerium kuetzingianum Näg.	п	к	и	ац	β—о
Gomphosphaeria lacustris Chod.	п	к	и	ин	β—о
Woronichinia naegeliana (Ung.) Elenk.	п	к	и	ин	β
Chamaesiphon gracilis Rabenh.	о	—	—	—	—
Anabaena planctonica Brunth.	п	к	—	ал	β
Aphanizomenon elenkinii J. Kiss.	п	—	—	—	—
A. flos-aquae (L.) Ralfs	п	к	гл	ин	β
Calothrix gypsophila (Kütz.) Thur. emend. V. Poljansk.	о	—	—	—	—
Oscillatoria amphibia Ag.	о	—	—	ин	—
O. brevis (Kütz.) Gom.	п б о	к	и	ин	α
O. curviceps Ag.	б о	—	—	—	—
O. limosa Ag. f. *limosa*	б о п	к	гл	ал	β—α
O. limosa f. *laete-aeruginosa* (Kütz.) Elenk.		к		ал	о—β
O. princeps Vauch.	б о п	к	и	—	α
O. schroeteri (Hansg.) Forti	—	—	—	—	—
O. tenuis Ag. f. *tenuis*	п б о	к	и	—	α

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксоны	Место-обитание	Распро-странение	Галоб-ность	Ацидо-фильность	Сапроб-ность
O. tenuis Ag. f. *uralensis* (Woronich.) Elenk.	п б о	—	—	—	—
O. tenuis f. *woronichiana* Elenk.	—	—	—	—	—
O. woronichinii Anissim.	—	—	—	—	—
Oscillatoria sp.	—	—	—	—	—
Lyngbya aerugineo-coerulea (Kütz.) Gom.	л	к	и	—	—
L. kuetzingii (Kütz.) Schmidle	п о	—	—	—	—
Lyngbya sp.	—	—	—	—	—
Phormidium ambiguum Gom.	п	к	и	ин	
P. tenue (Menegh.) Gom.	п о	к	и	—	о—α
Spirulina jenneri (Hass.) Kütz.	б п	—	—	—	α—р
S. subtilissima Kütz.	—	—	—	—	—
Plectonema notatum Schmidle	—	—	—	—	—
Отдел *EUGLENOPHYTA*					
Trachelomonas abrupta Swir.	п	к	и	ин	β
T. armata (Ehr.) Stein.	л	к	и		β
T. intermedia Dang.	п	к	гл	ин	β
T. hispida (Perty) Stein. emend. Defl.	п	к	гл	ин	β
T. oblonga Lemm.	п	к	и	ин	β—α
T. volvocina Ehr. var. *volvocina*	п	к	и	ин	β
T. volvocinopsis Swir.	п	к	и	ин	о
Euglena gracilis Klebs	п	—	—	—	х—β
E. longissima Defl.	—	—	—	—	—
E. proxima Dang.	п	—	—	—	р—α
Phacus caudatus Hubner var. *caudatus*	п	—	и	—	β
P. caudatus var. *minor* Drez.	—	—	—	—	—
P. longicauda f. *vix-tortus* I. Kiss.	п	к	и	—	β—α
Отдел *DINOPHYTA*					
Ceratium hirundinella (O. F. Müll.) Bergh.	п	к	и	ин	о—β
Peridinium sp.	—	—	—	—	—
Отдел *CHRYSOPHYTA*					
Dinobryon sp.	—	—	—	—	—
Synura echinulata Korsch.	п	—	глб	ац	о—β
Отдел *BACILLARIOPHYTA*					
Cyclotella meneghiniana Kütz.	п	к	гл	ин	α—β
C. stelligera Cl. et Grun.	п	к	и	ин	β
Cyclotella sp.	п	—	—	—	—
Stephanodiscus binderanus (Kütz.) Krieg.	п	бор	и	—	β
S. hantzschii Grun.	п	к	и	ин	α—р
Melosira varians Ag.	б п о	к	гл	ал	β
Aulacoseira granulata (Ehr.) Sim.	п	к	и	ал	β
A. islandica (O. Müll.) Sim.	п	к	и	ин	β
A. italica (Kütz.) Sim.	п	к	и	ин	β
Fragilaria arcus (Ehr.) Cl.	о	к	и	ал	β
F. capucina Desm. var. *capucina*	п	к	и	ал	о—β
F. capucina var. *mesolepta* (Rabenh.) Rabenh.	п	к	глб	ал	—
F. capucina var. *vaucheriae* (Kütz.) Lange-Bertalot	п о	к	и	ин	β—α
F. crotonensis Kitt.	п о	к	гл	ал	о—β

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксоны	Местообитание	Распространение	Галобность	Ацидофильность	Сапробность
Fragilaria sp.	—	—	—	—	—
Asterionella formosa Hass.	п	к	и	ин	о—β
Staurosira construens Ehr. var. *construens*	п о	к	и	ал	β
S. construens var. *exigua* (W. Sm.) Hust.	п о	—	—	—	—
S. construens f. *venter* (Ehr.) Hamilton	п о	к	и	ал	β
Staurosirella pinnata (Ehr.) Williams et Round	о	к	гл	ал	о—β
Diatoma moniliformis Kütz.	о	—	—	—	—
D. tenuis Ag. var. *tenuis*	п о	бор	гл	ал	о—β
D. tenuis var. *elongatum* Lyngb.	п о	к	—	—	—
D. vulgaris Bory	о б	к	и	ин	β
Meridion circulare Ag. var. *circulare*	п о	к	глб	ац	х—о
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	о	к	глб	ац	β
Synedra acus Kütz.	п	к	и	ал	β
S. tenera W. Sm.	о	—	—	—	—
S. ulna (Nitzsch.) Ehr.	о	к	и	ал	β
Synedra sp.	—	—	—	—	—
Ctenophora pulchella (Ralfs) Williams et Round	о	к	мг	ал	β—α
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	п б	к	и	ин	о—β
T. flocculosa (Roth.) Kütz.	п о	аа	глб	ац	о—х
Tetracyclus emarginatus (Ehr.) W. Sm.	о	аа	и	ин	—
T. glans (Ehr.) Mills	о	аа	и	ин	—
Eunotia bidentula W. Sm.	о	к	и	—	—
E. bilunaris (Ehr.) Mills	о	к	и	ин	о
E. exigua (Bréb.) Rabenh.	о	к	и	ац	о
E. pectinalis var. *undulata* (Ralfs) Rabenh.	о	к	и	ин	х
E. pectinalis var. *ventralis* (Ehr.) Hust.	о	к	и	ин	—
E. robusta var. *tetraodon* (Ehr.) Ralfs	л	аа	глб	—	—
E. serra var. *tetraodon* (Ehr.) Norpel.	—	—	—	—	—
E. sibirica Cl.	—	—	—	—	—
Eunotia sp.	—	—	—	—	—
Rhoicosphaenia abbreviata (Ag.) Lange-Bertalot	о	к	гл	—	β
Cymbella aspera (Ehr.) Perag.	б о	аа	и	ин	—
C. cistula (Ehr.) Kirchn.	б о	к	и	ал	о—β
C. minuta Hilse	о	к	и	ин	о
C. prostrata (Berk.) Cl.	о	к	и	ин	β
C. silesiaca Bleisch	о	к	и	ин	α
C. sinuata Greg.	о	бор	и	ин	—
C. stuxbergii Cl.	о	а	и	ин	—
C. subcuspidata Krammer	—	—	—	—	—
C. tartuensis Mölder	—	—	—	—	—
Cymbella sp.	—	—	—	—	—
Gomphonema acuminatum Ehr. var. *acuminatum*	б о	к	и	ац	β
G. acuminatum var. *brebissonii* (Kütz.) Grun.	б о	бор	и	ин	
G. augur Ehr. var. *augur*	б о	к	и	ин	β
G. augur var. *gautieri* V. H.	—	—	—	—	—
G. olivaceum (Hornemann) Bréb.	о б	к	и	ал	β
G. parvulum (Kütz.) Grun.	о б	к	и	ин	β
G. truncatum Ehr.	о б	бор	и	ин	β
Gomphonema sp.	—	—	—	—	—
Achnanthes hungarica Grun.	о	к	гл	ал	α
A. lanceolata (Bréb.) Grun. f. *lanceolata*	о	к	и	ал	β

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксоны	Местообитание	Распространение	Галобность	Ацидофильность	Сапробность
A. lanceolata f. *ventricosa* Hust.	о	—	—	—	—
A. lanceolata ssp. *dubia* (Grun.) Lange-Bertalot	о	—	—	—	—
A. lanceolata var. *minuta* (Skv.) Sheshukova	о	—	—	—	—
A. minutissima Kütz.	б о	к	и	ин	о—β
A. peragalloi Brun. et Herib.	о	бор	и	ин	β
Achnanthes sp.	о	—	—	—	—
Cocconeis pediculus Ehr.	о	к	гл	ац	β
C. placentula Ehr. var. *placentula*	о	бор	и	ал	о—β
C. placentula var. *euglipta* (Ehr.) Grun.	о	бор	и	ал	β
Luticola mutica (Kütz.) Hann.	б	к	и	ин	α
Neidium iridis (Ehr.) Cl.	б	к	глб	—	о
N. levanderi (Hust.) Lange-Bertalot et Metzeltin	б	—	—	—	—
Sellaphora pupula (Kütz.) Mer.	б	к	гл	ин	β
Fallacia pygmaea (Kütz.) Stickle et Mann	б	—	—	—	—
Pinnularia borealis var. *rectangulare* Carlson	б	—	ог	—	—
P. legumen (Ehr.) Ehr.	б	к	ог	—	—
P. major (Kütz.) Rabenh.	б	—	—	—	β
P. mesolepta (Ehr.) W. Sm.	б	к	и	ал	о
P. microstauron (Ehr.) Cl.	б	к	и	ин	о
P. nodosa (Ehr.) W. Sm.	б	аа	и	ин	—
P. subsolaris (Grun.) Cl.	б	аа	—	—	—
P. viridis (Nitzsch.) Ehr.	б	б	и	ин	β
Diploneis finnica (Ehr.) Cl.	б	аа	и	ин	—
Navicula capitata var. *hungarica* (Grun.) R. Ross.	б	к	гл	ал	β
N. capitatoradiata Germain	л	к	и	ал	β—α
N. cuspidata (Kütz.) Kütz.	б	к	и	ин	α—β
N. menisculus Schum.	б	бор	гл	ац	β—α
N. nivalis Ehr.	б	—	—	—	—
N. radiosa Kütz.	б	к	и	ин	β
N. rhynchocephala Kütz.	б п	к	гл	ин	α
N. vulpine Kütz.	б	бор	и	ин	—
Navicula sp.	—	—	—	—	—
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh.	о б	бор	и	ал	β
Stauroneis anceps Ehr.	б	к	и	ин	β
S. phoenicenteron Ehr.	б	к	и	ин	β
S. smithii Grun.	б	к	и	ал	β
Amphora montana Krasske	б	к	и	ин	—
A. ovalis Kütz.	б	к	и	ал	β
Amphora sp.	—	—	—	—	—
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	б	к	и	ал	α
Nitzschia acicularis W. Sm.	п	к	и	ал	α
N. clausii Hantzsch	л	—	—	—	—
N. dissipata (Kütz.) Grun.	о б	к	и	ал	β
N. holsatica Hust.	п	к	и		β
N. palea (Kütz.) W. Sm.	б	к	и	ал	α
N. sigma (Kütz.) W. Sm.	б	к	мг	ин	α
N. vermicularis (Kütz.) Grun.	п б	к	и	ин	β
Nitzschia sp.	—	—	—	—	—
Epithemia adnata (Kütz.) Bréb.	о	к	и	ин	β
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll.	б о	к	и	ин	о
Entomoneis ornata (Bail.) Reimer	п	к	и	ин	о

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксоны	Место-обитание	Распро-странение	Галоб-ность	Ацидо-фильность	Сапроб-ность
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm.	п б	к	и	ал	β
C. solea (Bréb.) W. Sm.	п б	к	и	ал	β
Surirella angustata Kütz.	б	к	и	ин	β
S. bifrons Ehr.	п	к	и	ин	о—β
S. biseriata Bréb.	б	бор	и	ац	β
S. gracilis Grun.	л	—	—	—	—
S. minuta Bréb.	о б	к	и	ал	β
S. tenera Greg.	б п	бор	и	ин	—
Surirella sp.	б	—	—	—	—
Отдел *XANTHOPHYTA*					
Tribonema sp.	п	—	—	—	—
Отдел *RHODOPHYTA*					
Batrachospermum sp.	б	—	—	—	х
Chantransia sp. (?)	б	—	—	—	х
Отдел *CHLOROPHYTA*					
Pandorina morum (Müll.) Bory	п	к	и	ин	β
Pediastrum angulosum (Ehr.) Menegh.	п	бор	и	ин	β
P. boryanum (Turp.) Menegh.	п	к	и	ин	β
P. duplex Meyen var. *duplex*	п	к	и	ин	β
P. duplex var. *gracillinum* W. et G. S. West	п	к	и	—	—
P. simplex Meyen	п	к	и	ин	о—β
P. tetras (Ehr.) Ralfs var. *tetras*	п	к	и	ин	β
Dicellula planctonica Swir.	п	к	и	—	β
Micractinium pusillum Fresenius	п	к	ог	—	β
Dictyosphaerium pulchellum Wood	п	к	гл	ин	β
Tetraedron caudatum (Corda) Hansg.	п	к	и	ин	β
T. incus (Teil.) G. M. Smith	п	к	и	ал	β
T. minimum (A. Br.) Hansg.	п	к	и	—	β
T. triangulare Korsch.	п	к	и	—	β
Franceia tenuispina Korsch.	п	к	—	—	—
Lagercheimia ciliata (Lagerch.) Chodat	п	к	и	—	β
L. citriformis (Snow) Collins	п	к	—	—	—
Oocystis borgei Snow	п	к	и	—	β
O. parva W. et G. S. West	п	к	и	—	β—α
O. rhomboideae Fott	п	—	—	—	—
O. submarina Lagerh.	п	к	гл	—	—
Closteriopsis longissima (Lemm.) Lemm.	п	к	и	—	—
Kirchneriella aperta Teil	п	бор	—	—	—
K. lunaris (Kirchn.) Móbius	п	к	и	—	β—α
Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs	п	к	глб	ац	β—α
A. fusiformis Corda et Korsch.	п	к	и	—	β
A. spiralis (Turn.) Lemm.	п	к	—	—	—
Hyaloraphydium contortum Pascher et Korsch. var. *contortum*	п	к	и	—	—
H. contortum var. *tenuissima* Korsch.	п	—	—	—	—
Actinastrum fluviatile (Shroder) Fott	п	к	и	—	—
A. hantzschii Lagerch. var. *hantzschii*	п	к	и	—	β
A. hantzschii var. *subtile* Woosz.	п	к	и	—	—
Coelastrum astroideum De-Notaris	п	к	и	ин	β

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксоны	Местообитание	Распространение	Галобность	Ацидофильность	Сапробность
C. indicum Turn.	п	к	ог	—	—
C. microporum Näg.	п	к	и	—	β
C. pulchrum Schmidl.	п	к	—	—	о
C. reticulatum (Dang.) Senn.	п	к	и	—	β
Crucigeniella apiculata (Lemm.) Kom.	п	к	и	—	β
Tetrastrum elegans Playfair	п	к	и	—	о—β
T. triangulare (Chod.) Kom.	п	к	и	—	β
Scenedesmus acutiformis Schrod.	п	к	и	—	β
S. acutus Meyen	п	к	и	—	β—о
S. apiculatus (W. et G. S. West) Chod.	п	к	и	—	—
S. arcuatus Lemm.	п	к	и	—	—
S. armatus Chod.	п	к	и	—	β
S. bicaudatus Deduss.	п	к	и	—	β
S. denticulatus var. *disciformis* Hortob.	п	—	—	—	—
S. denticulatus var. *linearis* Hansg. f. *linearis*	п	—	—	—	β
S. disciformis (Chod.) Fott et Kom.	п	к	и	ин	β
S. ellipticus Corda	п	к	и	ин	β—о
S. falcatus Chod.	п	к	ог	—	о
S. microspina Chod.	п	к	—	—	—
S. quadricauda (Turp.) Bréb.	п	к	гл	ин	β
S. sempervirens Chod.	п	к	и	ин	—
S. serratus (Corda) Bohl.	п	—	—	—	—
S. spinosus Chod.	п	к	и	—	β
Ulothrix zonata (Weber et Mohr) Kütz.	о	бор	и	ин	о—α
Stigeoclonium farctum Berth.	о	к	—	—	—
S. tenue (Ag.) Kütz.	о	к	ог	—	α
Draparnaldia plumosa (Vaush.) Ag.	о	к	—	—	о—х
Coleochaete sp.	о	—	—	—	—
Aphanochaete (?) sp.	о	о	—	—	—
Cladophora glomerata (L.) Kütz.	о	к	ог	—	β
Oedogonium spp.	о	к	—	—	β
Bulbochaete spp.	о	к	—	—	β
Cosmarium biretum Bréb.	п	—	—	—	—
C. moniliforme (Turp.) Ralfs	л	к	ог	—	—
C. protractum (Näg.) De Bray	л	—	—	—	—
C. subprotumidum var. *gregorii* (Roy et Biss) W. et G. S. West	л	—	—	—	—
C. subtumidum Nordst.	л	—	—	—	—
C. turpinii Bréb.	п	к	и	ин	о
Cosmoastrum muticum (Bréb.) Pal.-Mordv.	л	к	и	—	—
Spondilosim moniliforme var. *compressum* Grönbl.	п	—	—	—	—
Staurodesmus cuspidatus (Bréb.) Teil.	п	к	глб	—	—
Xanthidium antilopaeum (Bréb.) Kütz.	п	к	и	ац	—
Closterium acerosum (Schrank) Ehr.	л	к	и	и	β
C. aciculare T. West. f. *aciculare*	п	к	и	ин	β
C. aciculare f. *minus* J. Kiss.	п	—	—	—	β
C. ehrenbergii Menegh.	п	к	глб	ин	β
C. gracile Bréb.	п	к	глб	—	о—β
C. lanceolatum Kütz.	п	к	глб	—	—
C. peracerosum var. *elegans* G. West	п	—	—	—	—
C. tumidulum Gay	п	—	—	—	—

Таблица 1 (*продолжение*)

Таксоны	Местообитание	Распространение	Галобность	Ацидофильность	Сапробность
Closterium venus Kütz.	п	—	и	—	β
Closterium sp.	—	—	—	—	—
Pleurotaenium coronatum (Bréb.) Rabenh.	о	—	—	—	—
P. ehrenbergii (Bréb.) De Bary	о	к	и	—	—
P. trabecula (Ehr.) Näg.	о	к	и	—	о
Mougeotia elegantula Wittr.	п	к	и	—	о
Mougeotia sp.	п о б	к	—	—	—
Spirogyra sp.	п о б	к	—	—	—

Примечание. Галобность — отношение к солености: ацидофильность — отношение к активной реакции среды. б — бентосный, л — литоральный (в связи с тем, что термин «литоральный» в пресноводной гидробиологиия не определен, литоральные виды учитывались как виды с неопределенной экологической характеристикой), о — обрастатель (перифитонный), п — планктонный; аа — аркто-альпийский, бор — бореальный, к — космполит; гл — галофил, глб — галофоб, и — индифферент по отношению к минерализации, мг — мезогалоб, ог — олигогалоб; ал — алкалифил, ац — ацидофил, ин — индифферент по отношению к активной реакции среды (pH); α — α-мезосапроб, β — β-мезосапроб, о — олигосапроб, α—β — α—β-мезосапроб, β—α — β—α-мезосапроб, β—о — β-мезо-олигосапроб, о—β — олиго-β-мезосапроб, α—р — α-мезо-полисапроб, о—α — олиго-α-мезосапроб, х—β — ксено-β-мезосапроб, х—о — ксено-олигосапроб, о—х — олиго-ксеносапроб.

ду *Scenedesmus*. Постоянно встречались *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *P. tetras*, *Coelastrum astroideum*, *C. pulchrum*, *Stigeoclonium tenue*, *Oedogonium* sp. Синезеленые водоросли составляли 12 % от общего числа видов. По количеству таксонов выделялся род *Oscillatoria* (12 видов и разновидностей). Массовыми были *Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria limosa*, *O. tenuis*, *Phormidium tenue*. Остальные отделы значительно уступали по видовому разнообразию диатомовым, зеленым и синезеленым водорослям, хотя в отдельные периоды и на некоторых станциях создавали основной фон обрастаний. Заметных различий по составу видов в эпифитоне и эпилитоне обнаружено не было.

Бóльшая часть (65 %) обнаруженных видов и разновидностей водорослей перифитона р. Исеть и ее притоков широко распространены в континентальных водоемах и являются космополитами (табл. 1). Экологический анализ флоры показал, что 42 % видов относятся к планктонным, 14 — к обрастателям, 10 % — к донным организмам (табл. 1). Присутствие большого числа планктонных видов, по всей вероятности, связано с тем, что скорость течения реки в прибрежной части на большинстве станций невелика, что способствует незначительному вымыванию осажденных планктонных видов из обрастаний. По отношению к минерализации и к активной реакции воды преобладают индифференты (50 и 54 % соответственно). Количество видов-индикаторов сапробности составляет 60 % от всего состава водорослей. Среди них преобладают β-мезосапробы (33 %), виды α-мезосапробы (5 %) и полисапробы (3 %) немногочисленны, что свидетельствует об умеренной степени загрязнения вод р. Исети и ее притоков.

Структуру биомассы водорослей перифитона определяли диатомовые и зеленые водоросли, что характерно для большинства водотоков и водоемов умеренных широт (Никулина, 1976б; Рычкова, 1978; Станиславская, 1995). На протяжении всего периода исследований на большинстве станций (ст.) основного русла реки диатомовые водоросли преобладали в первую, а зеленые — во вторую половину лета (рис. 2—4). На ст. *1* в конце лета отмечалось массовое развитие золотистой водоросли *Synura echinulata*, которая образовывала до 57 % общей биомассы перифитона (рис. 2, *а*, *б*). На ст. *3* зеленые водоросли преобладали в первую половину лета,

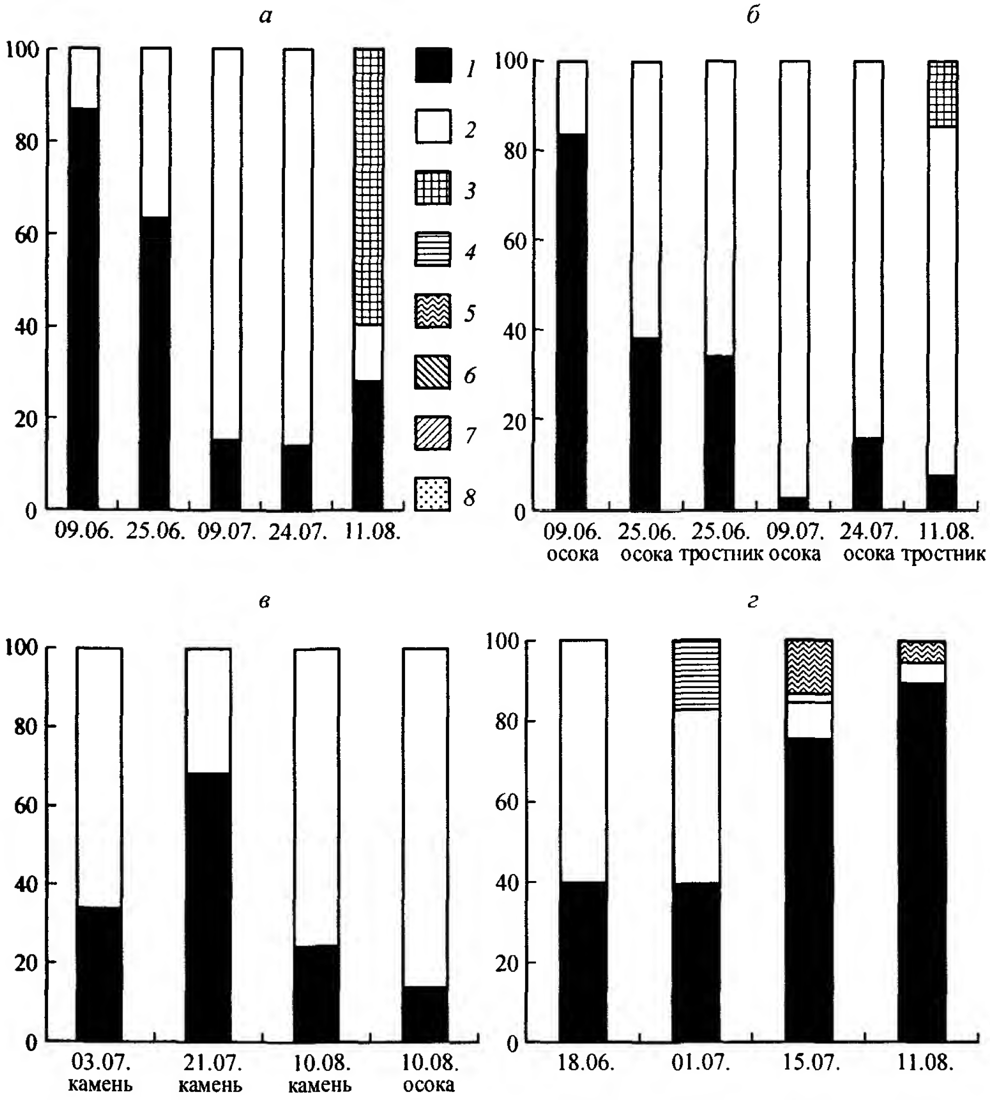


Рис. 2. Соотношение биомассы различных отделов водорослей (%).

а — оз. Исетское (эпилитон) (ст. *1*); *б* — оз. Исетское (эпифитон) (ст. *1*); *в* — р. Исеть в районе пос. Палкино (эпилитон и эпифитон) (ст. *2*); *г* — городской пруд (эпилитон) (ст. *3*). Здесь и на рис. 3, 4: *1* — диатомовые, *2* — зеленые, *3* — золотистые, *4* — синезеленые, *5* — эвгленовые, *6* — красные, *7* — динофитовые, *8* — желтозеленые водоросли. По оси абсцисс — даты исследования; по оси ординат — процентное соотношение биомассы различных отделов водорослей.

а диатомовые — в конце сезона (рис. 2, *г*). На станциях 4 и 5, самых загрязненных участках р. Исеть, синезеленые водоросли создавали до 91 % общей биомассы (рис. 3, *в*, *г*). Кроме того, на станциях *3*—*5* во второй половине лета до 13 % биомассы образовывали эвгленовые водоросли (рис. 2, *г*, 3, *а*, *б*). На ст. *7*, в районе г. Каменск-Уральский, структуру биомассы перифитона определяли диатомовые и в меньшей степени синезеленые водоросли (рис. 3, *в*, *г*). В притоках Исети до 100 % общей биомассы составляли диатомовые водоросли, за исключением р. Сысерть, где динофитовые создавали до 63 % биомассы перифитона в первую половину ле-

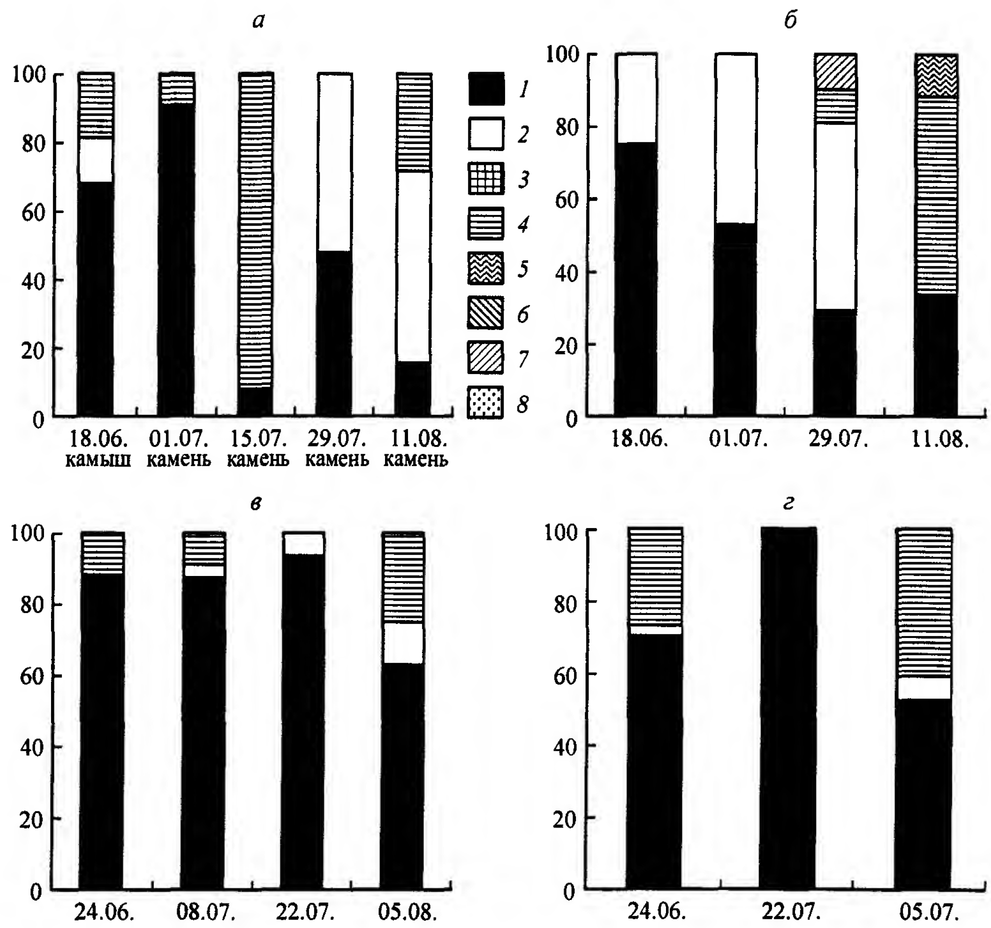


Рис. 3. Соотношение биомассы различных отделов водорослей (%).
а — начало Нижне-Исетского пруда (эпилитон и эпифитон) (ст. *4*); *б* — конец Нижне-Исетского пруда (эпилитон) (ст. *5*); *в* — р. Исеть в районе г. Каменск-Уральского (эпилитон) (ст. *7*); *г* — р. Исеть в районе г. Каменск-Уральского (эпифитон) (ст. *7*).

та, и зеленые водоросли до 100 % биомассы в конце лета (рис. 4, *г*). Красные водоросли (*Batrachospermum* spp., *Chantransia* (?) spp.) были встречены только в эпилитоне р. Чаши, где они создавали до 10 % общей биомассы (рис. 4, *б*).

Комплексы доминирующих видов на протяжении реки несколько различались, однако на большинстве станций присутствовали общие виды. Так, в начале лета среди доминантов были отмечены планктонные *Aulacoseira italica*, *A. islandica* и типичные обрастатели *Tabellaria flocculosa*, *Melosira varians*, *Cymbella aspera*, *Synedra ulna*. На некоторых станциях развивались *Oedogonium* spp., *Bulbochaete* spp. В середине лета на тех станциях, где по биомассе преобладали зеленые водоросли, часто развивались нитчатки *Ulothrix zonata*, *Oedogonium* spp., *Spirogyra* sp. и планктонный вид *Coelastrum pulchrum*. В августе в основном русле реки доминировали те же зеленые нитчатые водоросли, кроме того обильно развивались виды *Stigeoclonium*, среди диатомовых преобладали *Synedra ulna*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Aulacoseira granulata*. Доминирующие комплексы перифитона притоков были те же, что и на станциях в основном русле реки, но были обнаружены также *Navicu-*

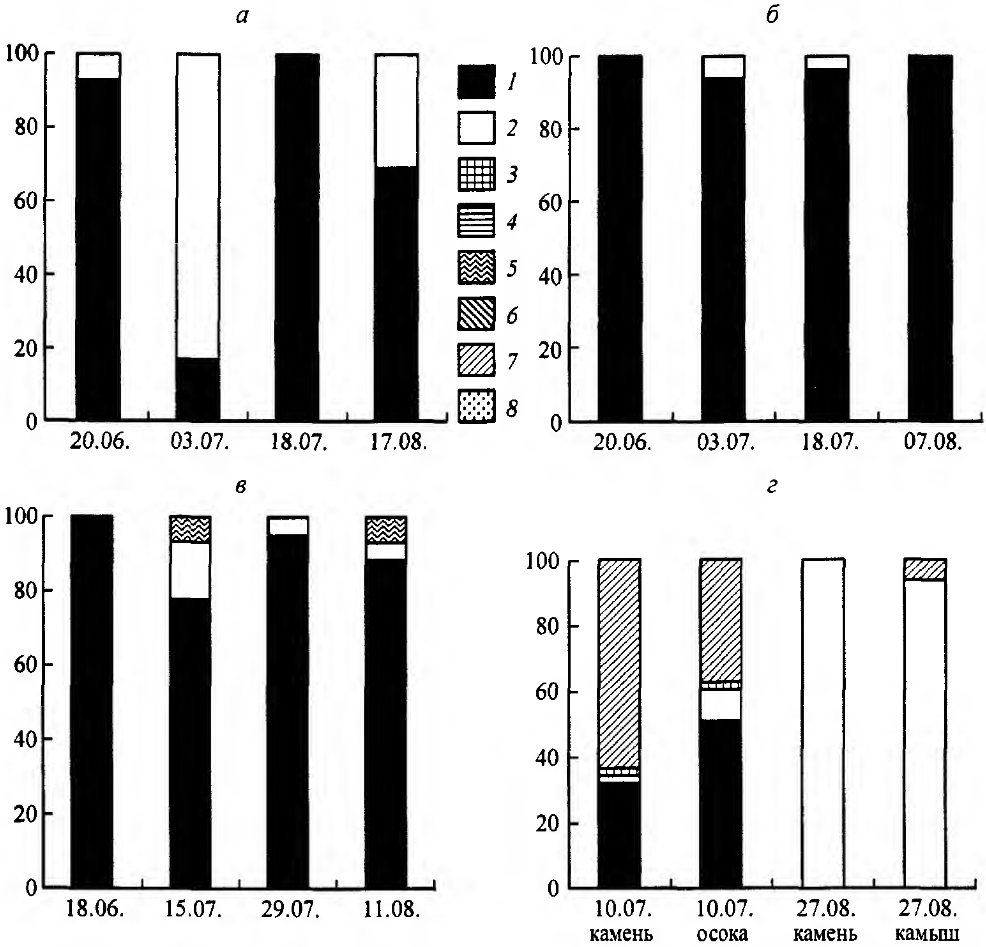


Рис. 4. Соотношение биомассы различных отделов водорослей (%).

а — р. Решетка (эпилитон) (ст. *8*); *б* — р. Чаша (эпилитон) (ст. *9*); *в* — р. Патрушиха (эпифитон) (ст. *10*); *г* — р. Сысерть (эпилитон и эпифитон) (ст. *11*).

la rhynchocephala, *Cymatopleura solea*, которые встречались в течение всего вегетационного сезона.

Величина общей биомассы водорослей перифитона бассейна р. Исеть изменялась в широких пределах от 0.0053 до 18.2 мг/см^2 (табл. 2), среднее значение составило 0.73 мг/см^2. При сравнении биомассы эпифитона и эпилитона больших различий не установлено. Однако часто биомасса эпифитона превышала биомассу эпилитона (табл. 2). Минимальная биомасса перифитона отмечена на ст. *3*, где практически не было субстрата для развития перифитона. Максимальная биомасса (18.2 мг/см^2) была зафиксирована на ст. *11*, на р. Сысерть; она обусловлена развитием крупноклеточного вида *Spirogyra* sp. Этот участок реки достаточно эвтрофирован, здесь ежегодно отмечалось сильное «цветение» воды, которое, как правило, вызывалось развитием *Microcystis aeruginosa*.

Изучение сезонной динамики биомассы водорослей перифитона не выявило закономерности в ее развитии (рис. 5—7). Биомасса перифитона на разных станциях достигала своего максимального развития и снижалась до минимальных значений

ТАБЛИЦА 2

Общая биомасса водорослей перифитона и индексов сапробности р. Исеть и ее притоков

Станции	Субстрат	Биомасса, мг/см^2	Индекс сапробности
Оз. Исетское (1)	Камень	0.046—1.1	1.7—2.07
	Осока	0.024—1.3	1.6—2.1
	Тростник	0.21—0.56	1.8—2
Пос. Палкино (2)	Камень	0.063—0.13	1.3—1.9
	Осока	0.58	1.6
Екатеринбург:			
Городской пруд (3)	Камень	0.0053—0.086	1.9—2.2
Нижне-Исетский пруд (начало) (4)	То же	0.046—0.39	1.9—2.7
	Камыш	0.032	2.3
Нижне-Исетский пруд (конец) (5)	Камень	0.025—0.16	2.4
Г. Каменск-Уральский (7)	То же	0.034—0.54	1.8—2.6
	Камыш	0.017—0.2	1.8—2.6
Р. Решетка (8)	Камень	0.0086—0.6	1.6—1.85
Р. Чаша (9)	То же	0.018—0.08	1.7—1.8
	Осока	0.035—0.017	1.6—1.8
Р. Патрушиха (10)	Белокрыльник	0.02—2.7	0.02—2.7
Р. Сысерть (11)	Камень	0.16—8.13	1.6—1.7
	Осока	0.04	1.9
	Камыш	18.2	2.1

в разное время. Так, на станциях *2*, *4*, *8* максимальная биомасса была зафиксирована в начале вегетационного сезона (рис. 5, *б—г*, 6, *а*, 7, *а*). В середине лета максимальные величины биомассы водорослей перифитона наблюдались на станциях 1, 5, 7 (рис. 5, *а*, 6, *б—г*), на большинстве других станций величины биомассы в это время были минимальными. Возможно, это связано с периодом летней межени, когда в реках наблюдается наиболее низкий уровень воды и происходит разрушение альгоценозов обрастаний. На одних станциях после спада биомассы в июле был отмечен ее подъем к концу лета (рис. 5, 7, *б*), на других — биомасса постепенно снижалась от начала наблюдений к концу сезона (рис. 6, *а*, *г*, 7, *а*).

Значение индекса сапробности по Пантле и Буку в целом изменялось от 1.3 до 2.7 (табл. 2). Наиболее чистый участок р. Исеть был определен выше г. Екатеринбурга — у пос. Палкино (ст. *2*), где индекс сапробности соответствовал олигосапробной зоне. Самый загрязненный участок р. Исеть — станции *4* и *5*, которые находятся в пределах г. Екатеринбурга. Индексы сапробности на этих станциях свидетельствовали о наличии здесь α-мезосапробной зоны. Высокие значения индекса сапробности отмечались также для основного русла реки в районе г. Каменск-Уральского (ст. *4*) и для р. Патрушиха (ст. *10*) (табл. 2).

В среднем значения индекса сапробности по другим притокам ниже средних значений на основном русле реки, что говорит о меньшей степени загрязнения их вод. В целом по всей р. Исеть и ее притокам значения индекса сапробности не выходят за пределы β-мезосапробной зоны, что позволяет отнести их воды к категории умеренно загрязненных.

Таким образом, можно отметить, что флора эпифитона и эпилитона р. Исеть и ее притоков достаточно разнообразна и представлена практически всеми отделами водорослей. Основу видового состава создают диатомовые и зеленые водоросли, на некоторых участках реки и в отдельные сезоны преобладают синезеленые, ди-

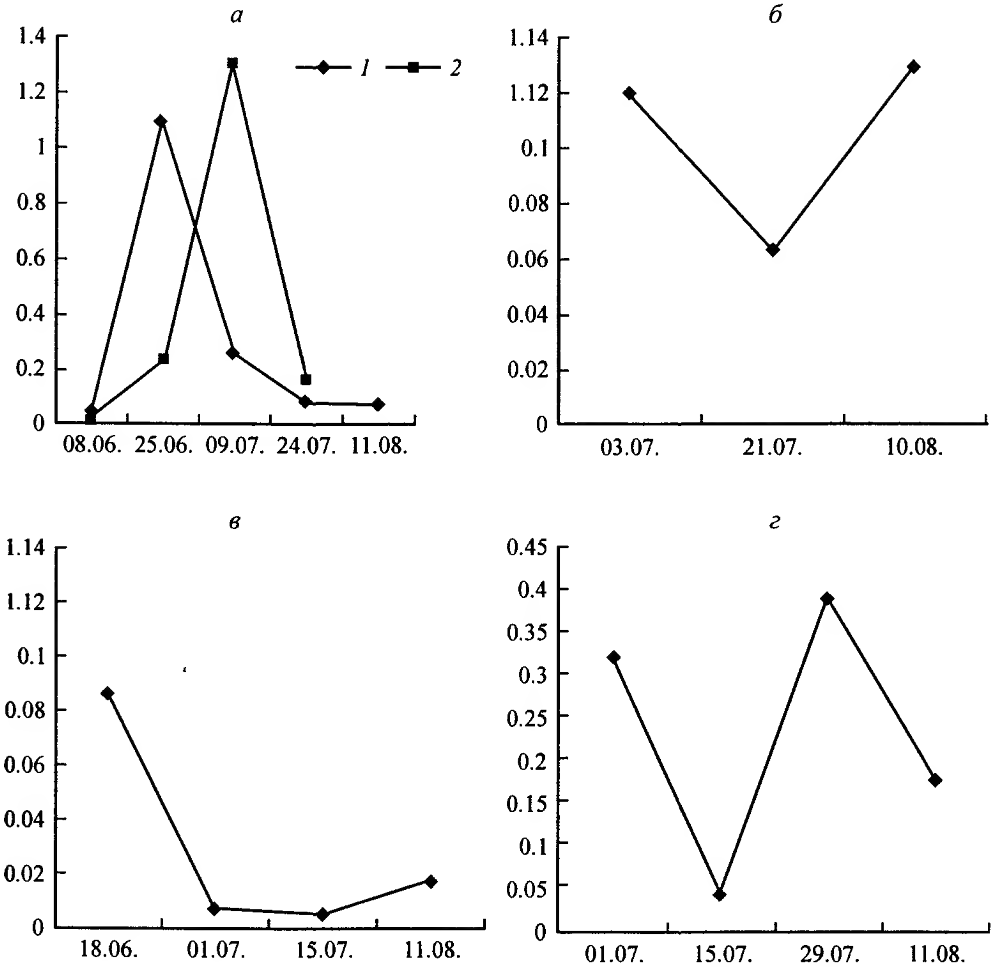


Рис. 5. Динамика общей биомассы перифитона.

а — оз. Исетское (ст. *3*); *б* — р. Исеть в районе пос. Палкино (ст. *2*); *в* — городской пруд (ст. *3*); *г* — Нижне-Исетский пруд (начало) (ст. *4*). Здесь и на рис. 6, 7: *1* — эпилитон, *2* — эпифитон. По оси абсцисс — даты исследования; по оси ординат — величина биомассы, мг/см^2.

нофитовые, золотистые, желтозеленые и красные водоросли. Присутствие в перифитоне видов *Tabellaria*, *Synedra*, *Achnanthes*, *Mougeotia* свидетельствует о северном характере флоры, к «южному» относят комплекс видов *Cymbella*, *Gomphonema*, *Cladophora* (Комулайнен, 1996). Анализ флоры р. Исеть и ее притоков позволяет сделать вывод о ее смешанном характере, так как в перифитоне были встречены элементы «северной» и «южной» флор. Доминирующие виды на протяжении реки несколько различались, но постоянно присутствовал комплекс видов, общий для основного русла реки и большинства притоков. Количественное развитие перифитона изменялось в широком диапазоне, но не превышало величин, приводимых в литературе (Рычкова, 1978; Потапова, 1993; Комулайнен, 1996). Уровень биомассы водорослей перифитона позволяет отнести исследованные водотоки к мезотрофным водоемам. Четких закономерностей в сезонной динамике биомассы водорослей перифитона установить не удалось. Очевидно, что подъемы и спады воды

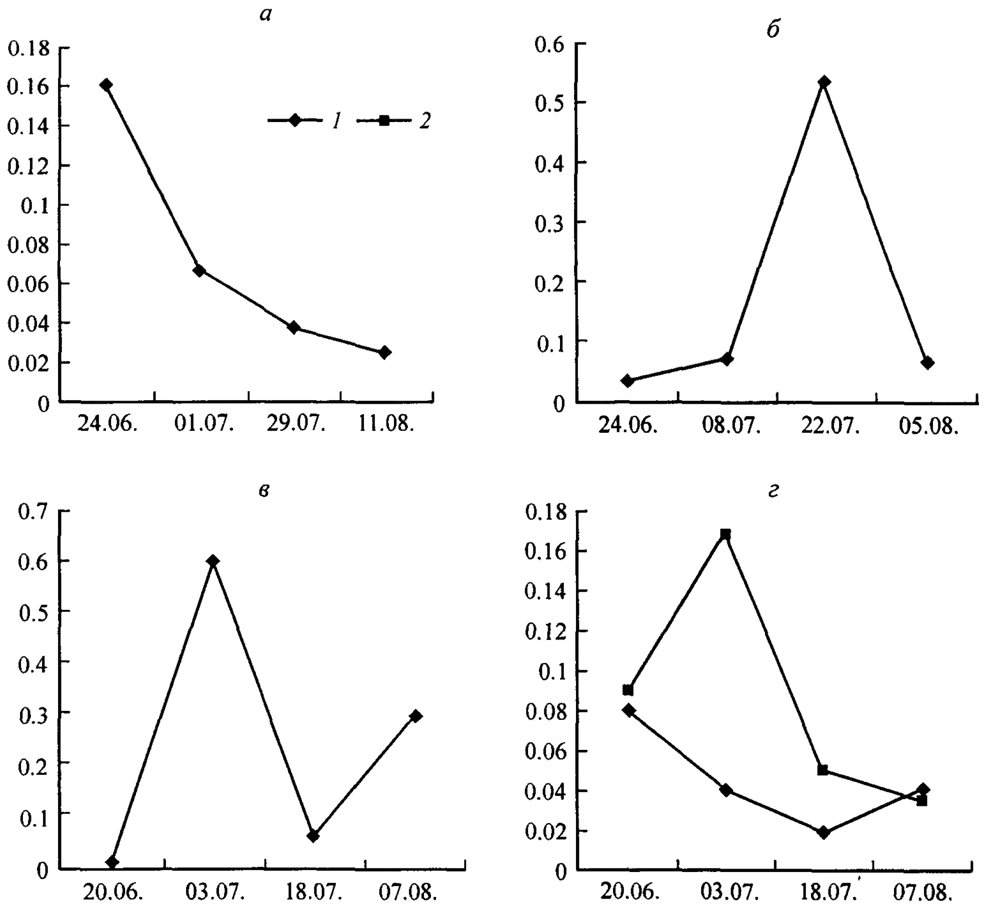


Рис. 6. Динамика общей биомассы перифитона.

а — Нижне-Исетский пруд (конец) (ст. *5*); *б* — р. Исеть в районе г. Каменск-Уральского (ст. *7*); *в* — р. Решетка (ст. *8*); *г* — р. Чаша (ст. *9*).

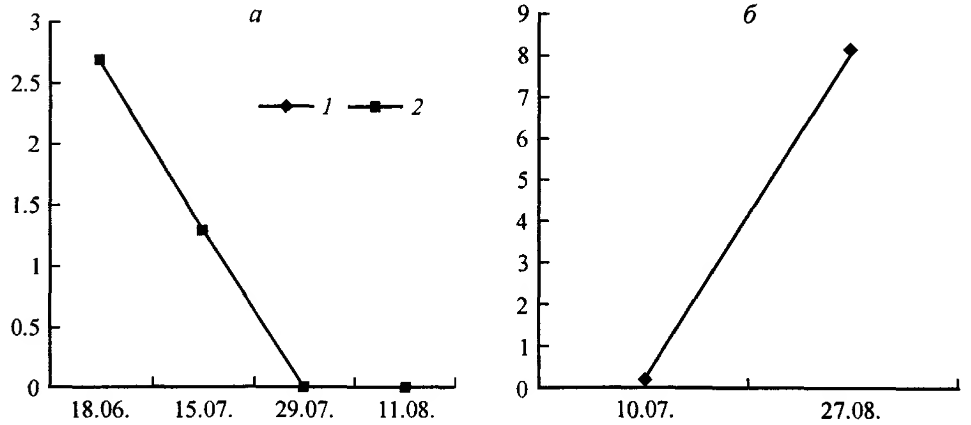


Рис. 7. Динамика общей биомассы перифитона.

а — р. Патрушиха (ст. *10*); *б* — р. Сысерть (ст. *11*).

в реке определяют структурно-функциональные изменения перифитона в течение вегетационного периода. Сапробиологический анализ, проведенный по методу Пантле и Бука, позволил установить, что в целом воды р. Исеть и ее притоков являются умеренно загрязненными. Выделен участок реки, протекающий по территории г. Екатеринбурга, где ее воды сильно загрязнены. Следует отметить, что в 1940-е годы этот участок реки относили к β-мезосапробной зоне (Колосова, 1939).

В заключение можно отметить, что, состав перифитона р. Исеть и ее притоков на уровне отделов и родов сходен с составом водорослей водоемов различных областей Урала.

Сравнение флоры водорослей перифитона р. Исеть и ее притоков с флорой водоемов и водотоков Полярного, Приполярного и Северного Урала показало, что в них представлены водоросли из всех отделов с характерным преобладанием диатомовых, зеленых и синезеленых водорослей (Шелль, 1886; Ярушина, 1982, 1983; Шубина, 1986; Стенина, 1993, 1994, 1996, 1999). В большинстве этих водоемов ведущими были роды *Eunotia*, *Epithemia*, *Tabellaria*, *Synedra*, *Rhoicosphaenia*, *Gomphonema*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Navicula*, *Nitzschia* из диатомовых. Зеленые водоросли представлены видами *Zygnema*, *Spirogyra*, *Ulothrix*, *Cladophora*, *Stigeoclonium*, *Chaetophora*, *Draparnaldia*. Разнообразие синезеленых водорослей, как правило, ниже, но во всех водоемах отмечены виды *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Chamaesiphon*, *Phormidium*.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49333) и Федеральной целевой программы «Интеграция» (договор № К0237).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С. С., *Медведева Л. А.* Атлас водорослей индикаторов сапробности. Владивосток, 1996. 270 с.

Белихов Д. В. Санитарно-биологическое исследование рек Исети, Чусовой и Волги в зоне Куйбышевского водохранилища. Казань, 1964. 314 с.

Водоросли. Справочник. Киев, 1989. 606 с.

Гусева К. А. К методике учета фитопланктона // Тр. Ин-та биологии внутренних вод АН СССР. Л., 1959. Т. 2. Вып. 5. С. 44—51.

Колосова С. И. Исследования микрофлоры некоторых водоемов окрестностей г. Свердловска // Уч. зап. Казанского ун-та. 1939. Т. 99. Кн. 1. С. 45—61.

Комулайнен С. Ф. Перифитон рек Ленинградской, Мурманской области и Республики Карелия. Петрозаводск, 1996. 38 с.

Корнева Л. Г., *Минеева Н. М.*, *Елизарова В. А.* и др. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти, 1999. 264 с.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. Л., 1960. Т. 5. Вып. 1. 706 с.

Кузьмин Г. В. Видовой состав фитопланктона зоны затопления Колымской ГЭС. Магадан, 1985. 41 с.

Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод. Л., 1974. 59 с.

Никулина В. Н. Опыт использования различных методов оценки степени загрязнения вод по альгофлоре // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976а. С. 38—58.

Никулина В. Н. Первичная продукция и альгологические исследования некоторых рек Ленинградской области с разной степенью сапробности // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976б. С. 18—43.

Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1951. Вып. 4. 619 с.; М., 1953. Вып. 2. 651 с.: М.; Л., 1955. Вып. 7. 281 с.; М.; Л., 1959. Вып. 8. 230 с.; Л., 1982. Вып. 11 (2). 620 с.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.

Потапова М. Г. Экология водорослей рек Охотско-Колымского нагорья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 26 с.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 186—205.

Рычкова М. А. Водоросли обрастаний озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача. Л., 1978. С. 28—34.

Станиславская Е. В. Состав и продуктивность водорослей перифитона разнотипных озер: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 24 с.

Стенина А. С. Первые сведения о пресноводной флоре диатомовых водорослей бассейна реки Кары (Полярный Урал) // Споровые растения Крайнего Севера России (Тр. Коми научного центра УрО РАН. № 135). Сыктывкар, 1993. С. 12—25.

Стенина А. С. Состав и структура диатомовых комплексов естественных и антропогенно измененных водоемов // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. Сыктывкар, 1994. С. 44—61.

Стенина А. С. Индикация качества вод тундровых озер по диатомовым водорослям перифитона // Биоиндикация состояния природной среды Воркутинской тундры (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 143). Сыктывкар, 1996. С. 63—74.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли перифитона водоемов Воркутинской тундры в условиях антропогенного воздействия // Индикационная роль споровых растений Воркутинской тундры в условиях антропогенного воздействия. Сыктывкар, 1999. Деп. в ВИНИТИ. № 4169. Вып. 91. С. 58—99.

Трифонова И. С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979. 168 с.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, 1990. 208 с.

Шелль Ю. Матеріалы для Ботанической географіи Уфимской и Оренбургской губерній (споровыя растенія) // Тр. об-ва естествоисп. при императорскомъ Казанскомъ Университетѣ. 1883. Т. XXII. Вып. 1. С. 1—56.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л., 1986. 160 с.

Ярушина М. И. Экологическое изучение системы реки Маньи. Свердловск, 1982. 68 с.

Ярушина М. И. Перифитон бассейна реки Маньи // Тез. 10-го Всесоюз. симп. по проблемам Севера. Магадан, 1983. С. 302—303.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1. Teil: *Naviculaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/1. 1986. 875 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2. Teil: *Bacillariaceae*, *Epithemiaceae*, *Surirellaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/2. 1988. 596 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/3. 1991a. 576 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 4. Teil: *Achnanthaceae*. Kritische Ergünzungen zu *Navicula* (*Lineolatae*) und *Gomphonema* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1991. Bd 2/3. 438 S.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

SUMMARY

The periphytic algae of the Iset River and its tributaries (within Sverdlovsk Region) have been studied. Diatoms and green algae proved to be the most diverse in the species composition. The biomass of the periphytic algae varied from 0.0053 up to 18.2 mg/cm^2. The greatest contribution to the biomass was made by the species of *Bacillariophyta* and *Chlorophyta*. There was not detected any regularity in dynamics of the biomass. The Pantle-Buck saprobic indexes varied from 1.3 up to 2.7, therefore the all sites of the river and its tributaries fall into oligo-, β-meso- or α-mesosaprobic zones. As the large part of stations fall into β-mesosaprobic zone, the waters of the Iset River and its tributaries can be considered as moderately contaminated.

УДК 582.293.346 : 581.151 : 574.3 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 9

© С. Н. Плюснин

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИШАЙНИКА *STEREOCAULON ALPINUM* (*STEREOCAULACEAE*) В ТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

S. N. PLUSNIN. MORPHOLOGICAL ADAPTATION OF THE LICHEN *STEREOCAULON ALPINUM* (*STEREOCAULACEAE*) IN TUNDRA ECOSYSTEMS

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212) 24-01-63
E-mail: plusnin@ib.komisc.ru

Поступила 26.05.2003
Окончательный вариант получен 25.12.2003

Проведен анализ морфологической изменчивости лишайника *Stereocaulon alpinum* в популяции на северо-западе Большеземельской тундры с целью выявления механизмов морфологической адаптации талломов к различным условиям обитания. В ряду растительных сообществ по градации условий увлажнения установлены направленные изменения частоты встречаемости фенотипов по характеру роста псевдоподециев, обилию и характеру войлочка, расположению и размерам филлокладиев. С уменьшением стабильности гидротермического режима псевдоподеции приобретали тенденцию к стелющемуся росту и сильному ветвлению, обилие войлочка уменьшалось, а его характер изменялся с губчатого на фетровый, филлокладии увеличивались в размерах и располагались дорсивентрально. Выявленные изменения в морфологии лишайника являются адаптивными реакциями, направленными на снижение интенсивности дегидратации талломов в условиях недостатка влаги.

Ключевые слова: адаптация, морфологическая изменчивость, лишайники, *Stereocaulon*.

Лишайники представляют собой уникальный пример морфофизиологической адаптации организмов к специфическим условиям полярных и горных экосистем. Устойчивость многих лишайников к периодическому высыханию и воздействию низких температур обусловливает их широкое распространение в высоких широтах, где они являются одним из важнейших компонентов растительных сообществ. Представители рода *Stereocaulon* относятся к числу доминирующих в тундровых сообществах видов. Выяснение особенностей популяционной организации этих видов и механизмов их адаптации к условиям тундровых экосистем представляет большой интерес в исследованиях лишайников.

Фенотипический и генотипический состав популяции зависит от условий окружающей среды. Факторы среды определяют изменчивость особей в популяции двояким образом: посредством механизма естественного отбора и через дифференциальную экспрессию генов в разных экологических условиях. За наблюдаемым фенотипическим разнообразием организмов, которое проявляется в их строении, функциях и биохимическом составе, стоят 4 причины: различия наследственного материала (генотипическая изменчивость), различия в условиях обитания организмов (модификационная изменчивость), изменения организма в ходе онтогенеза (онтогенетическая изменчивость) и вероятностный характер выполнения наследственных программ (эндогенная, «шумовая» изменчивость).

Внешний облик таллома определяется ростовыми и морфогенетическими процессами, протекающими в ходе индивидуального развития лишайника. Физиологические и экологические исследования лишайников показали, что направление реализации этих процессов в наибольшей степени зависит от 3 абиотических факторов среды: условий увлажнения, освещенности и термического режима (Kershaw, 1985; Ahmadjian, 1993; Rikkinen, 1995).

Если популяции различаются по характеру условий местообитания, то следует ожидать закономерных различий в их структуре. Исследование структуры популяции начинается с анализа изменчивости особей, в результате которого можно выделить дискретные, отличные друг от друга группы фенотипов. В популяционной биологии существует понятие «полиморфизм», которое по упрощенному определению обозначает наличие нескольких четко различных дискретных фенотипических классов особей внутри единой популяции (Майр, 1974). Полиморфизм лишайников имеет адаптационную природу и проявляется как существование в популяции нескольких морфотипов и хемотипов. Морфотипы часто имеют строго определенную экологическую и географическую приуроченность (Schipperges et al., 1995; Tretiach, Brown, 1995; Pintado et al., 1997). Этот факт свидетельствует о приспособительной роли определенных морфологических изменений в строении таллома.

Таким образом, проводя анализ зависимости морфологической изменчивости талломов от условий среды, можно определить, какие изменения в строении таллома происходят в ответ на воздействие определенных факторов. Полученные в результате данные можно было бы использовать в качестве предварительного материала для раскрытия морфогенетических механизмов приспособления лишайников к определенным эколого-ценотическим условиям. Несмотря на то что установление путей адаптации лишайников, представляющих разные экологические группы и жизненные формы, имеет большое значение в экологических исследованиях этой группы организмов, данная проблема до сих пор не привлекала достаточного внимания со стороны лихенологов.

Цель настоящей работы — анализ морфологической изменчивости талломов *Stereocaulon alpinum* Laur. в популяции на северо-западе Большеземельской тундры, направленный на выявление механизмов морфологической адаптации талломов лишайника в условиях тундровых экосистем. Для этого оценивали величину изменчивости признаков талломов лишайника, определяли влияние различных факторов на изменчивость признаков, выявляли зависимость развития признаков от эколого-ценотических условий и выясняли существование дискретных фенотипических классов талломов в популяции лишайника, а также определяли зависимость фенотипической структуры популяции от эколого-ценотических условий.

Анализ изменчивости талломов по качественным морфологическим признакам дает возможность обнаружить направления и механизмы морфологической адаптации организма к различным условиям среды. Кроме того, он позволяет выявить признаки-маркеры, в основе вариабельности которых лежит генотип. Качественные признаки в меньшей степени, чем метрические (высота и биомасса таллома), подвержены влиянию «шумовой» изменчивости, и возрастные различия талломов не столь сильно себя проявляют. Поэтому анализ изменчивости по качественным признакам позволяет выявить дискретные внутрипопуляционные группы, различающиеся генетически, если таковые существуют.

Лишайники рода *Stereocaulon* являются привлекательным объектом для изучения внутривидовой изменчивости. Крупнейший исследователь стереокаулонов А. В. Домбровская (1985) отмечала, что многие виды этого рода чрезвычайно полиморфны. При этом происхождение многочисленных отклонений в строении таллома от нормы не вполне ясно. В большинстве случаев не известно, являются ли такие девиации следствием проявления генотипа в определенных условиях или это просто фенотипические изменения ряда поколений. Наблюдения, проведенные А. В. Домбровской (1996), показывают, что не все признаки подвержены воздействию среды в равной степени. Характер роста, «деревянистость» стволиков, обилие войлочка, расположение филлокладиев, количество и форма цефалодиев в большой степени зависят от экологических условий. Более постоянными для видов являются форма филлокладиев, характер войлочка, цвет цефалодиев и видовая принадлежность содержащихся в них водорослей.

Материал и методика

Объектом исследований был широко распространенный в тундровой зоне напочвенный азотфиксирующий лишайник *Stereocaulon alpinum*. А. В. Домбровская (1996) характеризует его как вид, который даже в своих разновидностях сохраняет индивидуальность, не давая сильных отклонений по нескольким признакам сразу. Основным фотобионтом лишайника, локализованным в филлокладиях, является *Trebouxia*. Кроме того, в цефалодиях присутствуют цианобактерии рода *Nostoc*. Размножается стереокаулон обычно с помощью фрагментов таллома, апотеции образуются очень редко. Талломы *S. alpinum* в пределах растительных сообществ характеризуются контагиозным распределением и образуют пятна доминирования с проективным покрытием лишайника свыше 50 %, округлой или неправильной, иногда ленточной форм, достигающие в своих размерах нескольких десятков сантиметров, а иногда и метров.

Образцы лишайников были собраны в августе 2001 г. в 7 точках на мысе Болванский Нос, расположенном на северо-западе Большеземельской тундры (68°15′ с. ш., 54°30′ в. д.) (рис. 1). Район исследований характеризуется холмистым равнинным ландшафтом с высотами холмов до 50 м над ур. м. Типичными растительными сообществами являются кустарничковые и редкоивняковые тундры. Реже встречаются плоскобугристые комплексы, ивняки, ерниковые и лишайниковые тундры. По песчаным берегам Печорской и Болванской губы развиваются травяно-мохово-лишайниковые и ивово-травяно-моховые группировки.

Под образцом мы понимаем талломы, собранные в пределах одного пятна доминирования *S. alpinum*. Расстояния между пятнами доминирования лишайника, из которых проводили отбор талломов в пределах точек, не превышали 10 м. Дистанция между точками сбора не превышала 6 км. Отсутствие изолирующих физических барьеров для распространения диаспор лишайника и небольшие расстояния между точками сбора образцов позволяют предположить, что собранные талломы лишайника относятся к одной «популяции». В общей сложности было собрано 37 образцов по 20 псевдоподециев в каждом.

Пятна доминирования лишайника, из которых брались образцы для анализа, были приурочены к 3 типам растительных сообществ: травяно-мохово-лишайниковым группировкам (обозначение в таблицах и на рисунках — тмл), кустарничково-моховым тундрам (кмт) и кустарничково-лишайниковым тундрам (клт). Особенностями травяно-мохово-лишайниковых группировок, развивающихся по берегам Печорской губы, являются малое проективное покрытие растительного покрова и связанная с ним незначительная роль взаимодействий между компонентами сообщества. Естественные нарушения, обусловленные процессами дефляции и размывания почвенного грунта, играют ключевую роль в динамике таких растительных группировок и обусловливают ее лабильность. Напротив, структура, функционирование и динамика плакорных тундровых сообществ зависят, прежде всего, от межвидовых взаимодействий компонентов фитоценоза и определяются эдификаторной ролью мхов (в кустарничково-моховых тундрах) или лишайни-

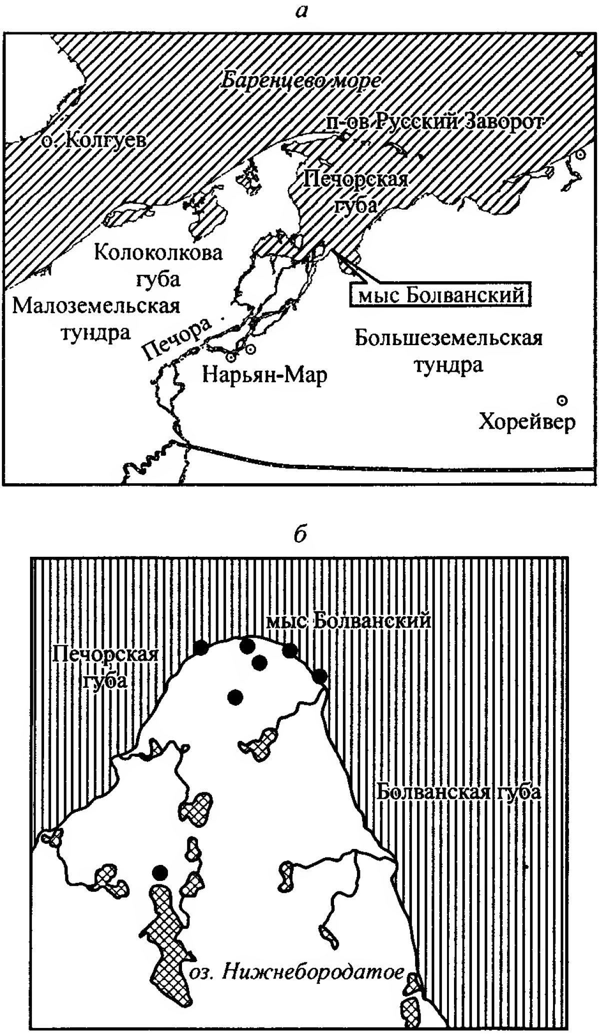


Рис. 1. Карта-схема расположения района исследований (*а*) и точек сбора (*б*).

ков (в кустарничково-лишайниковых тундрах). Кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые тундры различаются по гидротермическому режиму. Для кустарничково-лишайниковых тундр, приуроченных к возвышенным элементам мезорельефа, характерны более низкая влажность субстрата, сильная подверженность воздействию ветров и зимних морозов, большие суточные и сезонные перепады температур. В кустарничково-моховых тундрах, приуроченных к пологим склонам, влажность субстрата выше и условия среды более мягкие. Указанные различия условий среды обусловливают морфологические и физиологические различия талломов, произрастающих в разных типах растительных сообществ.

Анализ изменчивости талломов лишайника проводили на 3 уровнях: в пределах пятен доминирования, точек сбора и района в целом. При этом оценивали следующие параметры: направление роста, окраску и характер ветвления псевдоподециев, покрытие стволиков войлочком, обилие, окраску и текстуру войлочка, расположение, форму и размеры филлокладиев, их слияние в сплошные образования, обилие, форму и размеры цефалодиев, их покрытие войлочком, наличие апотециев и толщину стволика у основания.

Для оценки величины изменчивости талломов по качественным признакам вычисляли сумму дополнений к индексу Симпсона по формуле: $V = \Sigma(1 - D_{si})$, где $D_{si} = \Sigma p_j^2$ — значение индекса Симпсона для i-го признака, а p_j — частота j-го фенотипа в выборке. Влияние различных факторов на общий уровень изменчивости признаков оценивали, определяя соотношение между изменчивостью талломов в пределах пятен доминирования, точек сбора и района в целом. Величину изменчивости лишайника при различных условиях среды на фитоценотическом уровне определяли отношением $(V_r - V_{st})/V_r$, где V_r — величина изменчивости для района в целом, V_{st} — средняя величина изменчивости в пределах точек, а на уровне микрогруппировок — отношением $(V_{st} - V_{sp})/V_r$, где V_{sp} — средняя величина изменчивости в пределах пятен доминирования. Вклад возрастной вариации талломов и различий, обусловленных стохастическим характером роста псевдоподециев, в общий уровень изменчивости определяли, рассчитывая отношение V_{sp}/V_r.

Для определения зависимости изменчивости признаков от эколого-ценотической приуроченности пятен доминирования лишайника использовали однофакторный дисперсионный анализ (критерий Фишера, F). Оценку статистической значимости различий средних частот фенотипов производили с использованием критерия Стьюдента (t). Обособленные фенотипические классы талломов по морфологическим признакам выявляли с помощью кластерного анализа, проведенного методом Варда с использованием евклидова расстояния (d) в качестве меры дистанции между объектами. Евклидово расстояние рассчитывалось по формуле $d = (\Sigma(p_i - q_i)^2)^{1/2}$, где p_i и q_i — средние относительные частоты i-го фенотипа в сравниваемых пятнах доминирования. Дифференциальные признаки, отличающие кластеры, выявляли методом дисперсионного анализа. Для проведения кластерного и дисперсионного анализов использовали программу Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Оценка величины изменчивости качественных морфологических признаков показала, что наиболее вариабельными признаками талломов стереокаулона являются форма филлокладиев (1.09) и цефалодиев (1.80) (табл. 1). Наименее изменчивыми признаками были обилие апотециев (0.09), слияние филлокладиев (0.25) и по-

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость талломов *S. alpinum* по качественным морфологическим признакам на разных уровнях пространственной организации популяции

Признаки	Величина изменчивости						
	в пределах изученного района	в пределах точек сбора образцов			в пределах пятен доминирования		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
Псевдоподеции							
направление роста	0.55	0.00	0.61	0.41	0.00	0.75	0.16
характер ветвления	0.52	0.26	0.67	0.47	0.00	0.67	0.26
окраска	0.58	0.00	0.78	0.40	0.00	0.50	0.07
Войлочек							
покрытие псевдоподециев	0.54	0.22	0.67	0.49	0.00	0.50	0.16

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Признаки	Величина изменчивости						
	в пределах изученного района	в пределах точек сбора образцов			в пределах пятен доминирования		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
степень развития	0.66	0.45	0.67	0.57	0.00	0.67	0.19
текстура	0.67	0.42	0.70	0.57	0.00	0.75	0.33
окраска	0.49	0.12	0.57	0.38	0.00	0.50	0.08
Филлокладии							
расположение	0.63	0.28	0.65	0.53	0.00	0.67	0.34
слияние	0.25	0.00	0.50	0.22	0.00	0.32	0.01
форма	1.09	0.00	1.24	0.79	0.00	0.64	0.07
Цефалодии							
покрытие войлочком	0.39	0.00	0.50	0.32	0.00	0.50	0.25
обилие	0.56	0.00	0.67	0.45	0.00	0.64	0.22
форма	1.80	0.50	1.90	1.20	0.00	0.32	0.05
Обилие апотециев	0.09	0.00	0.24	0.08	0.00	0.54	0.04
Все признаки	**8.82**	**5.24**	**8.72**	**6.87**	**0.50**	**4.12**	**2.24**

ТАБЛИЦА 2

Различия талломов на разных уровнях пространственной организации и величина изменчивости качественных морфологических признаков *S. alpinum*

Признаки	Величина вклада различных факторов в изменчивость качественных морфологических признаков		
	различия талломов в пределах пятен доминирования, V_{sp}/V_r	различия между пятнами доминирования, $(V_{st}-V_{sp})/V_r$	различия между точками сбора, $(V_r-V_{st})/V_r$
Псевдоподеции			
направление роста	0.28	0.45	0.26
характер ветвления	0.50	0.40	0.10
окраска	0.13	0.56	0.31
Войлочек			
покрытие псевдоподециев	0.29	0.62	0.09
степень развития	0.28	0.57	0.14
текстура	0.50	0.35	0.15
окраска	0.16	0.62	0.22
Филлокладии			
расположение	0.55	0.29	0.16
слияние	0.06	0.85	0.09
форма	0.06	0.66	0.28
Цефалодии			
покрытие войлочком	0.64	0.17	0.19
обилие	0.40	0.40	0.20
форма	0.03	0.64	0.33
Обилие апотециев	0.46	0.45	0.09
Все признаки	**0.25**	**0.57**	**0.17**

крытие цефалодиев войлочком (0.39). Уровень изменчивости по другим признакам варьировал от 0.5 до 0.7.

Изменчивость разных признаков талломов отличалась в пределах пятен доминирования (табл. 2). Изменение текстуры войлочка, расположения филлокладиев, характера ветвления псевдоподециев, обилия цефалодиев и покрытия войлочком в значительной мере определялось различием талломов в пределах пятен доминирования. Отношение V_{sp}/V_r для них изменялось от 0.50 до 0.64, что может свидетельствовать о зависимости изменчивости этих признаков от возрастных различий талломов. Такие признаки, как форма филлокладиев и цефалодиев, а также окраска филлокладиев и войлочка были очень стабильны в своем проявлении в пределах пятен доминирования (V_{sp}/V_r лежит в пределах от 0.03 до 0.16), и наибольшая (56—85 %) изменчивость проявлялась в различиях талломов между пятнами доминирования и точками сбора. Постоянство этих признаков в пределах пятен доминирования свидетельствует о том, что развитие жестко определено наследственной программой, и, следовательно, в основе их изменчивости лежат генетические различия талломов.

Статистический анализ данных показал, что проявление подавляющего большинства качественных признаков зависело от эколого-ценотической приуроченности пятен доминирования. Достоверных различий частоты встречаемости фенотипов по окраске псевдоподециев и слиянию филлокладиев не обнаружено. В ряду растительных сообществ по градации условий увлажнения происходили направленные изменения частоты встречаемости фенотипов по характеру роста псевдоподециев и признакам войлочка (табл. 3). Так, в ряду кустарничково-лишайниковые тундры—травяно-мохово-лишайниковые группировки—кустарничково-моховые

ТАБЛИЦА 3

Зависимость встречаемости фенотипов *S. alpinum* по некоторым морфологическим признакам от эколого-ценотических условий

Признаки	Средняя частота встречаемости в пределах пятен доминирования			Дисперсионный анализ: значение критерия Фишера, *F*	Различие средней частоты встречаемости: значение критерия Стьюдента, *t*		
	тмл	клт	кмт		1/2	1/3	2/3
Направление роста псевдоподециев							
прямые	0.17	0.30	0.56	3.82*	0.81	2.83*	1.00
приподнимающиеся	0.75	0.20	0.44	6.32*	3.50*	2.16	1.07
стелющиеся	0.07	0.50	0.00	7.44*	3.06*	0.85	3.11*
Характер ветвления псевдоподециев							
с хорошо выраженным основным стволиком	0.63	0.27	0.87	5.60*	2.18*	1.91	3.22*
разветвленные на 2—3 веточки у основания	0.17	0.27	0.10	1.45	1.20	1.00	1.36
многократно разветвленные у основания	0.20	0.47	0.03	3.46*	1.60	1.46	3.47*
Степень развития войлочка							
обильный	0.56	0.00	0.31	4.43*	2.84*	1.43	1.61
умеренно развитый	0.28	0.30	0.54	1.37	0.08	1.63	0.92
слабо развитый	0.14	0.50	0.15	2.81	2.34*	0.09	1.84
отсутствует	0.02	0.20	0.00	4.87*	2.51*	0.62	2.27*

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Признаки	Средняя частота встречаемости в пределах пятен доминирования			Дисперсионный анализ: значение критерия Фишера, F	Различие средней частоты встречаемости: значение критерия Стьюдента, t		
	тмл	клт	кмт		1/2	1/3	2/3
Характер войлочка							
клочковатый	0.09	0.10	0.17	0.46	0.12	0.94	0.61
паутинистый	0.06	0.10	0.24	3.90*	0.48	2.90*	1.34
губчатый	0.41	0.10	0.49	2.46	1.98	0.56	2.18*
фетровый	0.44	0.70	0.10	5.61*	1.37	2.64*	3.73*
Расположение филлокладиев							
дорсивентральное	0.30	0.60	0.06	6.45*	2.01	2.42*	3.52*
неясно дорсивентральное	0.44	0.20	0.78	8.52*	1.81	3.14*	3.88*
радиальное	0.26	0.20	0.17	0.33	0.37	0.84	0.18
Обилие цефалодиев							
отсутствуют	0.01	0.00	0.00	1.39	0.99	1.33	—
редкие	0.42	0.70	0.00	9.30*	1.59	3.58*	4.86*
умеренно обильные	0.44	0.30	1.00	14.31*	0.84	5.32*	4.86*
очень обильные	0.14	0.00	0.00	1.77	1.11	1.50	—

Примечание. Здесь и в табл. 4 * — значения критерия, соответствующие статистически значимым различиям частот встречаемости фенотипов ($\alpha < 0.05$). Остальные обозначения в тексте.

тундры, где происходит увеличение стабильности гидротермического режима, наблюдались изменения направления роста таллома в сторону уменьшения обилия стелющихся талломов и характера ветвления псевдоподециев в сторону возрастания числа псевдоподециев с хорошо выраженным основным стволиком.

Степень развития и характер войлочка также изменялись. В сравнительно сухих кустарничково-лишайниковых тундрах частота встречаемости псевдоподециев со слабо развитым войлочком была выше, чем в других типах сообществ. Плотность расположения гиф войлочка по мере увеличения влажности в сообществах уменьшалась: происходило снижение числа псевдоподециев с фетровым войлочком, а встречаемость псевдоподециев с губчатым, клочковатым или паутинистым войлочком увеличивалась.

Указанные изменения в морфологическом строении талломов стереокаулона, вероятно, являются адаптивными реакциями лишайника, направленными на уменьшение скорости дегидратации таллома в условиях недостаточной влажности, характерных для лишайниковых тундр, и увеличение доступности воздуха в условиях недостаточной аэрации субстрата, свойственных сообществам с доминированием мхов.

Расположение филлокладиев и обилие цефалодиев также изменялись в данном ряду сообществ. С уменьшением влажности экотопа и стабильности температурного режима происходило возрастание частоты встречаемости псевдоподециев с дорсивентральным расположением филлокладиев и снижение обилия цефалодиев (табл. 3). Выявленная тенденция смены расположения филлокладиев скорее всего связана с изменениями характера роста таллома по мере изменения условий влажности. Дорсивентральное расположение филлокладиев необходимо для эффективного осуществления фотосинтеза при плагиотропном росте таллома, так как при этом увеличивается доля экспонированных на свету клеток фотобионта, находящихся в филлокладиях, по сравнению с неясно дорсивентральным расположением.

Изменение обилия цефалодиев, вероятно, является следствием различия численности популяции свободноживущих цианобактерий *Nostoc* при разных условиях увлажнения. Высокая частота встречаемости талломов с обильными цефалодиями в более влажных по сравнению с другими фитоценозами кустарничково-моховых тундрах, возможно, связана с большим обилием свободноживущих цианобактерий в данном типе сообществ.

Дисперсионный анализ показал, что средние размеры филлокладиев зависели от эколого-ценотической приуроченности пятен доминирования *S. alpinum* ($F_{\text{набл.}} = 6.58$, $F_{\text{крит.}}(0.01; 2, 35) = 5.30$). В кустарничково-лишайниковых тундрах филлокладии были достоверно ($t_{\text{набл.}} = 2.34$, $t_{\text{крит.}}(0.05; 26) = 2.06$) крупнее (1.12 ± ± 0.11 мм), чем в травяно-мохово-лишайниковых группировках (0.86 ± 0.03 мм) и кустарничково-моховых тундрах (0.81 ± 0.05 мм). Образование более крупных филлокладиев в условиях недостатка влаги может быть направлено на уменьшение площади поверхности таллома и снижение скорости дегидратации таллома.

Кластерный анализ образцов *Stereocaulon alpinum* по 17 морфологическим признакам позволил выделить 5 обособленных фенотипических классов талломов — морфотипов (рис. 2). Как показал дисперсионный анализ, талломы, относящиеся к различным фенотипическим классам, статистически достоверно различались по 12 признакам (табл. 4). Разнообразие морфотипов обусловлено, во-первых, различиями характера роста таллома и признаков войлочка, а во-вторых, присутствием или отсутствием нетипичных для этого вида форм филлокладиев и цефалодиев, которые характерны для родственного ему эпилитного вида *S. grande* (табл. 5).

Особенностями морфотипа *A* являются стелющийся рост псевдоподециев и слабо развитый плотный (фетровый) войлочек. Морфотипы *C* и *E* отличаются друг от друга направлением роста псевдоподециев и характером войлочка: первому из них свойственны прямостоячие псевдоподеции с умеренно развитым рыхлым (губ-

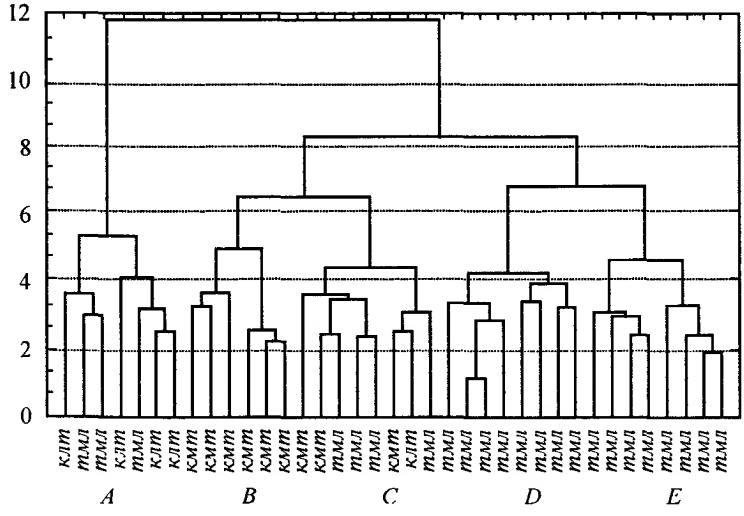


Рис. 2. Дендрограмма сходства пятен доминирования *S. alpinum* по качественным морфологическим признакам.

Здесь и на рис. 3 *A*—*E* — морфотипы *S. alpinum* по морфологическим признакам. По оси ординат — евклидово расстояние. Остальные обозначения в тексте.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика морфотипов *S. alpinum*

Признаки	Частота встречаемости признаков в пределах фенотипических классов					Дисперсионный анализ: значение критерия Фишера, *F*
	A	*B*	*C*	*D*	*E*	
Псевдоподеции						
Направление роста						
прямые	0.14	0.67	0.44	0.06	0.19	3.84*
приподнимающиеся	0.43	0.33	0.56	0.94	0.69	2.99*
стелющиеся	0.43	0.00	0.00	0.00	0.13	3.86*
Характер ветвления						
с хорошо выраженным основным стволиком	*0.19*	*0.80*	*0.91*	*0.63*	*0.67*	6.69*
разветвленные на 2—3 веточки у основания	0.19	0.15	0.06	0.21	0.20	0.92
многократно разветвленные у основания	0.62	0.05	0.03	0.16	0.13	6.68*
Окраска псевдоподециев						
беловатые	0.71	0.25	0.73	0.74	0.28	2.35
сероватые	0.29	0.58	0.14	0.20	0.46	1.32
светло-серые	0.00	0.00	0.00	0.04	0.13	0.78
зеленовато-серые	0.00	0.00	0.01	0.02	0.01	1.03
коричневато-серые	0.00	0.17	0.06	0.00	0.00	1.08
серовато-коричневатые	0.00	0.00	0.06	0.00	0.13	0.72
Войлочек						
Покрытие псевдоподециев войлочком						
сплошной	0.66	0.58	0.44	0.89	0.53	1.45
пропадающий у основания	0.14	0.00	0.06	0.06	0.42	3.03*
прерывистый	0.17	0.42	0.49	0.04	0.05	3.08*
Степень развития войлочка						
обильный	0.00	0.22	0.31	0.74	0.73	6.89*
умеренно развитый	0.14	0.56	0.55	0.26	0.26	1.71
слабо развитый	0.64	0.22	0.14	0.00	0.01	8.23*
отсутствует	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	5.02*
Текстура войлочка						
клочковатый	0.14	0.16	0.24	0.00	0.02	1.85
паутинистый	0.00	0.27	0.30	0.01	0.00	12.37*
губчатый	0.07	0.47	0.36	0.53	0.49	2.52
фетровый	0.79	0.11	0.09	0.47	0.49	6.77*
Окраска войлочка						
беловатый	0.29	0.92	0.84	0.82	0.28	5.63*
сероватый	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.92
зеленовато-сероватый	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.92
коричневатый	0.71	0.08	0.16	0.06	0.72	7.93*
Филлокладии						
Расположение филлокладиев						
дорсивентральное	0.36	0.08	0.26	0.26	0.40	1.02
неясно дорсивентральное	0.14	0.67	0.61	0.60	0.44	4.29*
радиальное	0.50	0.25	0.13	0.14	0.16	2.30
Слияние филлокладиев						
—	0.71	1.00	0.85	0.88	0.86	0.55
+	0.29	0.00	0.15	0.13	0.14	0.55

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Признаки	Частота встречаемости признаков в пределах фенотипических классов					Дисперсионный анализ: значение критерия Фишера, *F*
	A	*B*	*C*	*D*	*E*	
Форма филлокладиев						
буторковидные	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	—
бородавковидные	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	—
зернышковидные	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	—
чешуйковидные	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	—
дланевидно-чешуйковидные	0.00	0.87	0.03	1.00	0.65	24.22*
скудно-дланевидные	0.00	0.50	0.03	0.90	0.00	19.93*
дланевидные	0.00	0.17	0.00	0.15	0.00	1.05
пальцевидные	0.14	0.00	0.00	0.05	0.00	0.99
Размеры филлокладиев, мм	1.03	0.83	0.89	0.80	0.86	1.77
Цефалодии						
Покрытие войлочком						
войлочные	0.47	0.52	0.83	0.79	0.99	9.45*
голые	0.53	0.48	0.18	0.21	0.01	9.45*
Обилие цефалодиев						
отсутствуют	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02	2.45
редкие	0.57	0.00	0.26	0.34	0.54	3.11*
умеренно обильные	0.40	1.00	0.65	0.41	0.42	4.00*
очень обильные	0.03	0.00	0.09	0.26	0.03	1.87
Форма цефалодиев						
крупинковидные	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	—
гроздевидные	0.86	0.83	1.00	1.00	0.88	0.62
полушаровидные	0.00	0.50	0.88	0.88	1.00	12.33*
шаровидные трещиноватые	0.43	1.00	0.38	0.38	0.13	3.57*
шаровидные бугорчатые	0.29	0.83	0.50	0.88	1.00	4.16*
шаровидные открытые	0.29	0.17	0.00	0.13	0.00	1.13
кучковидные со *Stigonema*	0.00	0.10	0.03	0.18	0.00	1.59
Размеры цефалодиев, мм	0.71	1.00	0.93	0.98	0.93	1.33
Обилие апотециев						
отсутствуют	1.00	0.97	0.93	1.00	0.89	0.69
редкие	0.00	0.02	0.06	0.00	0.11	0.74
обильные	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.89
Толщина стволика у основания, мм	0.65	0.79	0.78	1.03	0.83	6.72*

чатым) войлочком; второму — приподнимающиеся псевдоподеции, стволики которых покрыты хорошо развитым фетровым войлочным чехлом. У перечисленных морфотипов филлокладии обычно имеют типичную чешуйковидную форму, цефалодии — крупинковидные или гроздевидные. Морфотип *B* по характеру роста псевдоподециев и признакам войлочка сходен с морфотипом *C*, а морфотип *D* — с морфотипом *E*. Особенностями этих морфотипов являются развитие скуднодланевидных филлокладиев, помимо чешуйковидных, и присутствие на псевдоподециях шаровидных открытых ячеистых *Nostoc*-содержащих цефалодиев, а также изредка встречающихся кучковидных *Stigonema*-содержащих цефалодиев, помимо типичных крупинковидных и гроздевидных.

ТАБЛИЦА 5

Положение морфотипов *S. alpinum* в пространстве признаков

Псевдоподеции (направление роста)			Прямые и приподнимающиеся	Приподнимающиеся	Стелющиеся и приподнимающиеся
Войлочек			Умеренно развитый рыхлый	Плотный обильный	Слабо развитый плотный
Наличие дланевидно-чешуйковидных и скуднодланевидных филлокладиев	Наличие шаровидных открытых и кучковидных *Stigonema*-содержащих цефалодиев	+	*B*	*D*	—
		—	*C*	*E*	*A*

Примечание. *A—E* — морфотипы, «+» — признаки присутствуют, «—» — признаки отсутствуют.

Обнаруженные фенотипические классы талломов лишайника имели разную эколого-ценотическую приуроченность (рис. 3). 3 морфотипа характеризовались узкой экологической амплитудой: морфотип *B* встречался только в кустарничково-моховых тундрах, а *D* и *E* — в травяно-мохово-лишайниковых группировках. Морфотип *A*, имея наибольшую встречаемость в кустарничково-лишайниковых тундрах, отмечен также и в травяно-мохово-лишайниковых группировках. Наиболее широкую приуроченность имел морфотип *C*, обнаруженный во всех 3 типах растительных сообществ.

В формировании фенотипической структуры популяции могут принимать участие 2 основных механизма — отбор и модификация путей морфогенеза таллома. Действие механизма отбора предполагает избирательную элиминацию неприспособленных к данным условиям фенотипов; при этом конкретным фенотипам строго соответствуют определенные генотипы. Если же наибольшее значение в процессе адаптации вида имеет механизм модификации морфогенеза, то предполагается, что роль элиминации невелика, а приспособление лишайника к определенным условиям связано с лабильностью и пластичностью путей индивидуального развития талломов, чувствительно реагирующих на изменение условий окружающей среды.

Наши данные свидетельствуют о действии в популяции стереокаулона альпийского обоих механизмов. Мы полагаем, что морфотипы *B* и *D*, с одной стороны, и *A*, *C* и *E* — с другой, представляют собой 2 разные генетические линии. Отсутствие морфотипов *B* и *D* в кустарничково-лишайниковых тундрах говорит об элиминации в данном типе фитоценозов генотипа, маркерами которого является формирование нетипичных *Stereocaulon-grande*-подобных филлокладиев и цефалодиев. Изменчивость характера роста таллома и признаков войлочка, вероятнее всего, является модификационной, так как эти признаки не проявляют стабильности в пределах пятен доминирования и закономерно изменяются в зависимости от ценотической приуроченности лишайника.

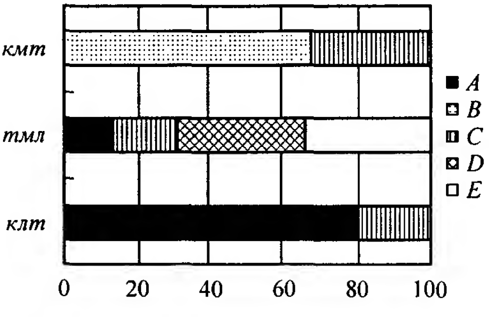


Рис. 3. Зависимость спектра морфотипов *S. alpinum* от эколого-ценотических условий.

По оси абсцисс — относительная частота встречаемости, %.

Поскольку кустарничково-мохово-лишайниковые тундры и травяно-мохово-лишайниковые группировки характеризуются отсутствием кустарникового и разреженностью травяно-кустарничкового ярусов и поэтому имеют сходный режим освещения, модификационная изменчивость талломов стереокаулона альпийского обусловлена различиями в гидротермическом режиме сообществ. Мы предполагаем, что направление роста и характер ветвления псевдоподециев детерминированы градиентом влажности в присубстратном слое воздуха.

Известно, что вертикальные микроклиматические градиенты в пределах пятен доминирования лишайников существуют, и возникают они как в результате тривиальных физических процессов, так и по причине роста и жизнедеятельности лишайников и мхов. В итоге формируется стратифицированная структура талломов как в отношении физиологии симбиотических партнеров, так и их строения (Kershaw, Field, 1975). Морфология таллома обусловлена в основном ростом грибного компонента, составляющего бо́льшую часть биомассы. Процессы роста микобионта определяются условиями увлажнения. При недостатке влаги рост грибного компонента сильно замедляется (Kershaw, 1985). Из-за отсутствия структурно обособленной транспортной системы в талломах лишайников перемещение ассимилятов и других веществ происходит только за счет не имеющих строгого направления диффузии осмотических процессов. Поэтому взаимосвязь между разными частями таллома не очень сильна. У лишайников не существует той жесткой физиологической интеграции разных частей таллома, которая характерна для организмов сосудистых растений и животных. Поэтому части таллома, находящиеся в различных микроклиматических условиях, характеризуются разной физиологической активностью, скоростью роста и интенсивностью деления клеток (Armstrong, 1984). Эти факты позволяют нам высказать гипотезу о различной скорости роста частей таллома *S. alpinum* вдоль вертикального градиента влажности в присубстратном слое воздуха. При этом чем круче градиент, тем сильнее проявляется плагиотропный рост, поскольку в большей степени проявляются различия в скорости роста и деления клеток микобионта, находящихся на разном расстоянии от поверхности субстрата.

В развитии признаков войлочка ключевую роль, вероятно, играет переключение клеток с синтеза гидрофобных компонентов внеклеточного матрикса на гидрофильные (и наоборот), а также гибель гиф в условиях недостатка влаги. Вероятные варианты морфогенеза войлочка таковы: а) в условиях недостатка влаги гифы войлочка начинают синтезировать гидрофильные компоненты внеклеточного матрикса и переходят к филаментозному росту, формируя плотные структуры стволика; б) в условиях избытка влаги и недостатка кислорода гифы стволика начинают синтезировать гидрофобные компоненты клеточных стенок и переходят к глобозному росту, формируя войлочек; в) в условиях недостатка влаги гифы войлочка, в клеточных стенках которых преобладают гидрофобные компоненты, отмирают.

Вывод о регулируемом характере роста гиф наружной части стволика можно сделать на основании следующих наблюдений. Основными строительными блоками талломов лишайников являются 2 вида «тканей»: 1) псевдопаренхима, которая состоит из плотно упакованных гиф с преобладанием гидрофильных полисахаридов в клеточных стенках и составляет структурную основу корового слоя и осей таллома (у *S. alpinum* из нее состоят кора в филлокладиях и центральный цилиндр стволика и веточек); 2) плектенхима, которая имеет рыхлую структуру, образованную воздушными гифами со значительным содержанием гидрофобных белков и вторичных фенольных соединений, и входит в состав альгального и медуллярного слоев лишайникового таллома (у *S. alpinum* из этой «ткани» состоят сердцевина филлокладиев и войлочек). Таким образом, таллом лишайника можно считать результатом действия множественных переключений роста грибного компонента с полярного на неполярный и наоборот. Изменения в характере роста гиф микобионта обусловлены изменениями в составе клеточных стенок и межклеточной адгезии (Honegger, 1998). Известно, что у свободноживущих диморфных грибов, которые, как и лихенизированные грибы, способны изменять характер роста мицелия, состав клеточных стенок и полярность деления клеток определяются условиями среды, в том числе и режимом увлажнения. Во многих случаях раскрыты молекулярные механизмы, задействованные в регуляции характера роста гиф и других морфогенетических процессов (Cid et al., 1995; Banuett, 1998; Lengeler et al., 2000; Palecek et al., 2002). Учитывая общность происхождения свободноживущих и лихенизированных аскомицетов, можно ожидать, что в основе морфогенетических процессов и у тех, и у других лежат одинаковые механизмы.

В заключение отметим, что, несмотря на отсутствие активных физиологических механизмов регуляции водного обмена, характерных для сосудистых растений, у лишайников в процессе эволюции выработались наряду с биохимическими адаптациями пластичные морфологические пути приспособления талломов. Хотя контроль водного обмена у лишайников имеет иную природу, нежели у высших растений, нельзя говорить о полном его отсутствии. Как показали D. W. Larson и K. A. Kershaw (1976), устойчивость лишайников к высыханию зависит от 3 морфологических характеристик: от отношения площади поверхности таллома к его биомассе, от формы и от скученности талломов. Эти показатели сильно варьируют как между разными видами, так и в пределах вида в зависимости от гидротермических условий, в которых лишайник находится. Например, такие различия в морфологии четко демонстрируются при сравнении 2 видов стереокаулонов: распространенного в бореальных лесах *S. tomentosum* и тропического вида *S. virgatum* (Coxson, Lancaster, 1989). Живущий в условиях стабильной влажности и температуры *S. virgatum* не имеет выраженной вертикальной дифференциации таллома. Напротив, произрастающий в условиях меньшей стабильности гидротермического режима *S. tomentosum* характеризуется выраженной стратификацией вертикальной структуры слоевища — расположением большинства филлокладиев в верхней части псевдоподециев, их значительной сомкнутостью и многочисленными структурно-функциональными различиями клеток симбиотических партнеров на разной высоте таллома. Указанные морфологические различия видов велики и генетически закреплены. Они выработались исторически в ходе адаптации лишайников к совершенно разным экологическим условиям. Случай с морфотипами *S. alpinum* — аналогичный, но менее выразительный. Здесь различия форм талломов не столь значительны и, скорее всего, не имеют наследственной основы, но они являются показателем пластичности путей онтогенеза лишайника и адекватны гидротермическим условиям.

Выводы

На основе результатов исследований можно сделать следующие выводы.

1. Наиболее вариабельными качественными признаками таллома *S. alpinum* являются формы филлокладиев и цефалодиев. Величина их изменчивости (1.09 и 1.80 соответственно) намного превышала уровень вариации других признаков, лежавший в пределах 0.7.

2. Вариабельность текстуры войлочка, характера ветвления псевдоподециев, расположения филлокладиев, обилия цефалодиев и покрытия их войлочком связана с возрастными различиями талломов. Изменчивость формы филлокладиев и цефалодиев, окраски псевдоподециев и войлочка в основном обусловлена генетическими различиями талломов.

3. Эколого-ценотические условия посредством механизмов естественного отбора и модификации путей морфогенеза таллома определяют фенотипическую структуру популяции лишайника. Ключевую роль в проявлении морфологических признаков играют условия увлажнения, так как в ряду градации сообществ по этому фактору происходят направленные изменения фенотипических признаков стереокаулона. С увеличением влажности экотопа возрастает встречаемость талломов, состоящих из прямых и приподнимающихся псевдоподециев с хорошо выраженным основным стволиком, с умеренно развитым губчатым войлочком, неясно дорсивентральным расположением филлокладиев и высоким обилием цефалодиев.

4. Модификация признаков роста псевдоподециев обусловлена различиями в направлении и скорости роста гиф микобионта лишайника вдоль градиента влажности в присубстратном слое воздуха. В основе модификационной изменчивости признаков войлочка, вероятно, лежат влаго- и кислород-зависимые процессы переключения синтеза компонентов клеточной стенки и форм роста грибных гиф стволика, а также гибель гиф войлочка в условиях недостатка влаги.

5. В популяции *S. alpinum* существует 5 фенотипических классов талломов, имеющих разную эколого-ценотическую приуроченность. Их разнообразие обусловлено, во-первых, различиями характера роста таллома и признаков войлочка, а во-вторых, присутствием или отсутствием нетипичных для этого вида форм филлокладиев и цефалодиев.

Благодарности

Автор выражает признательность главному специалисту Отдела экологии Ненецкого информационно-аналитического центра О. В. Лавриненко, начальнику Отдела информационного обеспечения проблем экологии и охраны природы Ненецкого информационно-аналитического центра И. А. Лавриненко и инженерам-программистам Отдела экосистемного анализа и ГИС-технологий Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН С. Г. Макарову и Э. Г. Киямутдиновой за оказанную помощь в проведении работы и публикации ее результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке научных проектов молодых ученых и аспирантов Уральского отделения РАН в 2003 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Домбровская А. В. Распространение и изменчивость видов рода *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. в Мурманской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 4. С. 118—130.

Домбровская А. В. Род *Stereocaulon* на территории бывшего СССР. СПб., 1996. 270 с.

Майр Э. Популяции, виды, эволюция. М., 1974. 460 с.

Ahmadjian V. The lichen symbiosis. N. Y., 1983. 250 p.

Armstrong R. A. Growth of experimentally reconstructed thalli of the lichen *Parmelia conspersa* // New Phytol. 1984. Vol. 98. P. 497—502.

Banuett F. Signalling in the yeasts: an informational cascade with links to the filamentous fungi // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 1998. Vol. 62. N 2. P. 249—274.

Cid V. J., Duran A., del Rey F., Snyder M. P., Nombela C., Sanchez M. Molecular basis of cell integrity and morphogenesis in *Saccharomyces cerevisiae* // Microbiol. Rev. 1995. Vol. 59. N 3. P. 345—386.

Coxson D. S., Lancaster J. The morphological basis of variation in net photosynthesis and respiratory responses of the mat-forming lichen species *Stereocaulon tomentosum* and *S. virgatum* // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 1. P. 167—176.

Honegger R. The lichen symbiosis — what is so spectacular about it? // Lichenologist. 1998. Vol. 30. N 4—5. P. 193—212.

Kershaw K. A. Physiological ecology of lichens. Cambridge, 1985. 293 p.

Kershaw K. A., Field G. F. Studies on lichen-dominated systems. XV. The temperature and humidity profiles in *Cladonia alpestris* mat // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. N 22. P. 2614—2620.

Larson D. W., Kershaw K. A. Studies on lichen-dominated systems. XVIII. Morphological control of evaporation in lichens // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54. N 17. P. 2061—2073.

Lengeler K. B., Davidson R. C., D'souza C., Harashima T., Shen W., Wang P., Pan X., Waugh M., Heitman J. Signal transduction cascades regulating fungal development and virulence // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2000. Vol. 64. N 4. P. 746—785.

Palecek S. P., Parikh A. S., Kron S. J. Sensing, signalling and integrating physical processes during *Saccharomyces cerevisiae* invasive and filamentous growth // Microbiology. 2002. Vol. 148. N 4. P. 893—907.

Pintado A., Valladares F., Sancho L. G. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: morphology, water relations and chlorophyll content in north- and south-facing populations // Ann. Bot. 1997. Vol. 80. N 3. P. 345—353.

Rikkinen J. What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens // Bryobrothera. Helsinki, 1995. Vol. 4. 227 p.

Schipperges B., Kappen L., Sonesson M. Intraspecific variation of morphology and physiology of temperate to arctic populations of *Cetraria nivalis* // Lichenologist. 1995. Vol. 27. N 6. P. 517—529.

Tretiach M., Brown D. H. Morphological and physiological differences between epilithic and epiphytic populations of the lichen *Parmelia pastillifera* // Ann. Bot. 1995. Vol. 75. N 6. P. 627—632.

SUMMARY

Population biology studies and discovery of the adaptation mechanisms of terricolous mat-forming lichens are very important for understanding their broad distribution in polar and mountain ecosystems. One of the lichen species, dominating in tundra communities, is *Stereocaulon alpinum*. The objective of this study was to analyze morphological variation of thalli in the population of *S. alpinum*. The analysis was aimed at exposure of the morphological adaptation mechanisms of lichen thalli in tundra ecosystems. In order to achieve this aim the following tasks were carried out: 1) estimation of the variation value of lichen thalli features; 2) determination of the particular factors investment into the whole level of variation; 3) exposure of the features expression dependence on environmental conditions; 4) revealing of occurrence of discrete phenotypic classes of thalli in the lichen population; 5) exposure of the correspondence between phenotypic population structure and environment.

According to our results the most variable morphological features in *Stereocaulon* thalli were shape of phyllocladia and shape of cephalodia. But these features were relatively stable in their expression within mats of the lichen. Therefore we suggest that they are determined basically by genotype of mycobiont. The other features, such as texture of tomentum, character of pseudopodetia branching, positioning of phyllocladia, cephalodia abundance and their covering by tomentum, were highly variable within mats. So their variation may be connected with age differences between thalli. Variation of many features largely depended on differences in environmental conditions. The key role in canalizing of modifications belongs to the moisture regime, because of the pointed changes in development of thallus features according to gradation of communities by this factor. The frequencies of thalli, consisting of pseudopodetia with erect growth and well-developed main trunk, moderately developed spongy tomentum, unclearly dorsiventral positioning of phyllocladia and highly abundant cephalodia, gradually increased with the growth of substrate wetness. These changes in features of thallus growth could be associated with differences in direction and rapidity of hyphae growth along the moisture gradient at near-substrate layer of air. The modifications of tomentum are probably determined by moisture- of oxygen-dependent switching in synthesis of the cell wall components and following changes in growth forms of trunk hyphae.

УДК 582.29 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 9

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ТРАНСПОРТНЫХ МАГИСТРАЛЕЙ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

N. V. MALYSHEVA. THE LICHENS OF SURFACE THOROUGHFARES OF ST. PETERSBURG

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Лаборатория географии и картографии растительности
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 24.03.2004
Окончательный вариант получен 12.04.2004

Изучались лишайники транспортных магистралей мегаполиса С.-Петербурга: лишайники, растущие вдоль автодорог (54 проспекта, 56 улиц), у 36 платформ электропоездов, 2 аэропортов, речного вокзала и пристаней. Выявлено 36 видов, из которых 22 (61 %) постоянно встречаются в данных условиях.

Ключевые слова: лишайники, городская флора, транспортные магистрали, мегаполис, С.-Петербург.

С развитием транспортной системы крупных городов, включающей собственно городской (в основном авто- и железнодорожный транспорт) и внешний транспорт (воздушный, водный, железнодорожный), возникают серьезные экологические проблемы. Например, вклад автотранспорта в суммарный выброс загрязняющих атмосферу веществ составлял в С.-Петербурге еще в 1992 г. 56 % (Экологический..., 1992), а численность личного автотранспорта за последнее время значительно возросла.

Цель работы — изучение лишайников транспортных магистралей С.-Петербурга. В задачи работы входило выявление видового состава лишайников, растущих вдоль разных путей сообщения, определение характера морфологических отклонений талломов, выяснение приуроченности лишайников к субстрату. Ранее нами были изучены лишайники вблизи наземных станций метрополитена, выявлено 16 видов лишайников и установлено, что людность (число людей в дневное время) не менее важна, чем загрязнение атмосферы (Малышева, 2001, 2003).

Были изучены лишайники 54 проспектов, 56 улиц, 36 платформ электропоездов, 2 аэропортов (Пулково-1, Пулково-2), Речного порта и пристаней. Обследовано свыше 3 тыс. экземпляров деревьев, железобетонные поребрики, ограждения платформ. Лишайники изучались на расстоянии до 10 м от платформ электропоездов. Подсчитывалось общее число деревьев, растущих вдоль дорог, и учитывалась доля деревьев, заселенных лишайниками. Всего вдоль транспортных магистралей С.-Петербурга было собрано и определено 1538 образцов лишайников.

В результате проведенной работы выявлено 36 видов лишайников из 19 родов, растущих вдоль транспортных магистралей. Это составляет примерно 25 % от общего числа лишайников, найденных в С.-Петербурге. Показатель систематического многообразия, представляющий собой среднее число видов в роде, для лишайников исследованных участков в целом составил 1.89. Наиболее представлены роды *Lecanora* (6 видов), *Melanelia*, *Physcia*, *Xanthoria* (по 3 вида).

Среди найденных лишайников преобладают листоватые (19 видов, или 52.8 %) и накипные (14 видов, или 38.9 %). На окраинах города встречено 3 кустистых вида — *Evernia prunastri*, *Cladonia coniocraea*, *Ramalina farinacea*. Среди морфологических отклонений можно отметить мелкие размеры талломов, изменение окраски (*Parmelia sulcata*), бугорчатость слоевищ (*Physcia stellaris*).

Наименьшее число видов (4) найдено у Речного вокзала и у обоих аэропортов (по 7). Наибольшее число видов лишайников произрастает вдоль улиц и проспектов (по 25), у платформ электропоездов (21) (см. таблицу). Это, по-видимому, связано с озеленением данных городских объектов.

Найденные лишайники различаются по частоте встречаемости. По 1 разу выявлено 14 видов (39 %), довольно постоянно обитают в этих условиях 22 вида (61 %) (см. таблицу).

Лишайники транспортных путей сообщений С.-Петербурга

Виды	Пути сообщения								
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*
Caloplaca chrysophthalma Degel.					+				
C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade		+	+	+					
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.			+		+			+	+
C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg.		+	+	+	+				
Cladonia coniocraea (Flörke) Sprengel					+				
Evernia prunastri (L.) Ach.				+					
Hypogymnia physodes (L.) Nyl.	+	+	+	+	+	+	+		+
H. tubulosa (Schaer.) Hav.		+							
Lecania cyrtella (Ach.) Th. Fr.			+						
Lecanora argentata (Ach.) Malme	+	+	+	+					
L. carpinea (L.) Vain.					+				
L. crenulata Hook			+		+			+	+
L. dispersa (Pers.) Sommerf.			+		+			+	+
L. hagenii (Ach.) Ach.	+	+	+	+	+	+	+		+
L. symmicta (Ach.) Ach.		+	+	+	+				+
Lepraria incana (L.) Ach.		+							
Melanelia exasperata (De Not.) Essl.		+							
M. exasperatula (Nyl.) Essl.		+	+		+				
M. septentrionalis (Lynge) Essl.				+					
Parmelia sulcata Taylor	+	+	+	+	+	+			+
Phaeophyscia orbicularis (Neck.) Moberg	+	+	+	+	+	+	+		+
Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier			+	+					
P. dubia (Hoffm.) Lettau	+	+	+	+	+		+		
P. stellaris (L.) Nyl.	+	+	+	+	+	+	+		+
P. tenella (Scop.) DC.	+	+	+		+				
Physconia detersa (Nyl.) Poelt			+						
P. distorta (With.) J. R. Laundon			+						
Ramalina farinacea (L.) Ach.			+						
Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale		+							
T. sepincola (Ehrh.) Hale			+						
Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda	+	+	+	+	+	+	+		+
Verrucaria muralis Ach.					+			+	
Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai		+	+						
Xanthoria fallax (Hepp) Arnold					+				
X. parietina (L.) Th. Fr.	+	+	+	+	+				+
X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber	+	+	+	+	+	+	+		
Всего видов: 36	11	20	25	16	21	7	7	4	11

Примечание. Транспортные пути сообщений: *1—3* — автодороги: *1* — шоссе, *2* — проспекты, *3* — улицы; *4* — станции метро; *5* — платформы электропоездов; аэропорты: *6* — Пулково-1, *7* — Пулково-2; *8* — Речной вокзал; *9* — пристани.

Бóльшая часть лишайников обитает на коре деревьев (32 вида, или 89 %). 5 видов найдено на железобетонных ограждениях (*Candelariella aurella*, *Lecanora crenulata*, *L. dispersa*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Verrucaria muralis*), 3 — на цементных стыках (*Candelariella aurella*, *Lecanora crenulata*, *L. dispersa*). Следует отметить, что *Phaeophyscia orbicularis* чаще встречается на коре деревьев.

При подсчете числа заселенных лишайниками деревьев выяснилось, что доля таковых различна в разных условиях. Например, на Витебском направлении железной дороги доля заселенных лишайниками деревьев составляет примерно 70 %, Балтийском — 60, Финляндском — 55, Московском — 28 %. Возможно, это связано с разной степенью транспортной нагрузки, а следовательно, и загрязнения. Для сравнения доля заселенных деревьев (выборка 1426 экз.) на Большом проспекте Васильевского острова составляет 15.6 %.

Статистическая обработка данных — подсчет коэффициентов корреляции (в качестве модельного участка рассматривался Васильевский остров) — выявила прямую положительную связь между числом видов лишайников и степенью озелененности территории ($r = +0.68$). Это связано с защитной ролью растений (некоторым уменьшением атмосферного загрязнения, улучшением микроклимата) и с использованием деревьев в качестве субстрата для лишайников. Причем для внутриквартального озеленения такая связь значительно меньше ($r = +0.30$). Примерно такая же корреляция выявлена между числом видов лишайников и людностью ($r = +0.26$). Однако прямой зависимости между числом транспортных средств и числом лишайников в так называемых «транспортно-нагруженных точках» не обнаружено ($r = -0.01$).

Таким образом, в результате изучения лишайников, растущих вдоль транспортных магистралей, выявлено 36 видов, из которых лишь 22 (61 %) постоянно встречается в данных условиях. В целом характерны однообразие и сравнительная бедность видового состава лишайников, который колеблется по численности от 4 (Речной вокзал) до 25 видов на улицах города.

Благодарности

Работа выполнена при частичной поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (проект № Э 0404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Малышева Н. В. О видовом составе лишайников, растущих у метро // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 35. С. 178—183.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003. 100 с.

Экологический атлас Санкт-Петербурга. СПб., 1992. 11 л.

SUMMARY

The lichens of thoroughfares of St. Petersburg (54 roads, 56 streets, 36 railway stations, 2 airports, river stations) were studied. 36 lichen species were found, a special «transport complex» of 22 species was analysed. Distribution of the lichens is discussed.

УДК 581.524 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 9

© А. Р. Ишбирдин

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СИНАНТРОПНОЙ ФЛОРЫ РОССИИ.
II. АНАЛИЗ РЕГИОНАЛЬНЫХ СИНАНТРОПНЫХ ФЛОР

A. R. ISHBIRDIN. ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL REGULARITIES OF THE SYNANTHROPIC FLORA OF RUSSIA. II. CLASSIFICATION-ORDINATION ANALYSIS OF REGIONAL ALLIANCES OF SYNANTHROPIC FLORAS

Сибайский институт (филиал) Башкирского государственного университета
453837 Республика Башкортостан, г. Сибай, ул. Белова, 21
E-mail: ishbirdin@mail.ru

Поступила 13.05.1998
Окончательный вариант получен 20.01.2004

Анализируются географические закономерности активных синантропных флор, понимаемых как объединение ценофлор синантропных сообществ территорий. Дана их классификация по таксономической структуре, составу геоэлементов и эколого-ценотических групп видов, диагностирующих высшие синтаксоны синантропной растительности. С использованием ординационных методов показано, что основными факторами, определяющими характер синантропных флор и растительности, являются генетический, климатический (континентальность) и экотопический.

Ключевые слова: активная синантропная флора, классификация синантропных флор.

В 1-й части работы (Ишбирдин, 2001) анализировалось макрогеографическое распределение ценофлор отдельных высших синтаксонов синантропной растительности. В данной статье рассматриваются региональные закономерности синантропных флор в целом, т. е. парциальных флор основных синантропных местообитаний (локальных синантропных флор).

Для статистической обработки материала использованы классификационные и ординационные методы пакета SYN-TAX IV (Podani, 1990).

В целях исключения «таксономического» шума мы вслед за В. М. Шмидтом (1979) принимаем широкое понимание вида, объединяя в агрегации географические викарианты.

О понятии «активная синантропная флора»

В качестве сопоставляемых флор автором были использованы активные синантропные флоры (АСФ), понимаемые как объединение ценофлор синантропных синтаксонов. Активная флора практически представляет сводный список видов, зарегистрированных в геоботанических описаниях сообществ различных ассоциаций, безранговых сообществ и выделяемых по дедуктивному принципу базальных и дериватных сообществ (Kopecky, 1978; Kopecky, Hejny, 1990). Таким образом, в анализ были вовлечены большинство ценозообразующих антропохорных видов территории и часть редких адвентивных видов. В список попали также наиболее антропотолерантные виды местной флоры — апофиты. При этом неизбежное отсечение большинства других редких видов — явление даже желательное, так как среди них велика доля стохастического элемента, вносящего «шум» в природные закономерности формирования синантропных флор.

В итоге АСФ (как объединения активных долей парциальных флор антропогенных местообитаний) представляли ядра синантропных флор, наиболее точно отображающие обусловленную климатическими и антропогенными факторами флористическую ситуацию (Юрцев, Семкин, 1980) населенных и урбанизированных территорий.

Автором установлено, что на больших территориях с богатой синантропной флорой, каковой является г. Владивосток, АСФ составляет более 40 % от локальной синантропной флоры (Ишбирдин, 1999). Для сопоставимых по общему флористическому богатству и степени урбанизации территорий объем АСФ при достижении определенного порога мало зависит от увеличения числа описаний. Например, АСФ городов Владивостока (данные автора), Ровинь и Крк (Schulte, 1989), Брно (Grull, 1981) составляют соответственно 167, 178, 198 видов и получены объединением ценофлор 42, 130 и 247 описаний.

Провинциальное положение активных синантропных флор

Для повышения устойчивости АСФ как сопоставляемых флор и исключения случайных факторов списки территориально близких АСФ были объединены по ботанико-географическим провинциям (по: Meusel et al., 1965). Эта процедура увеличивает репрезентативность АСФ, так как в таком случае они включают основное разнообразие региональных парциальных флор, которое редко проявляется на ограниченных территориях отдельных населенных пунктов.

Внутри территориально больших или контрастирующих по природным и антропогенным условиям провинций флоры были дополнительно сгруппированы. Всего получено 17 АСФ, приуроченных к 15 фитохориям.

Самоедская провинция (г. Надым, пос. Пангоды, месторождение «Медвежье» (МЕ),[1] Борео-Западносибирская провинция (г. Белоярский (БЕ), г. Иркутск (ИР)), Центральноякутская провинция (г. Якутск (ЯК)), Северо-восточноякутская провинция (пос. Зырянка (ЗЫ)), Центральноевропейская провинция (г. Брно (БР)), Сарматская провинция (г. Уфа (УФ)), Южный Урал (УР), Циркумадриатическая провинция (г. Ровинь (Балканы — БА)), Колхидская подпровинция (г. Сухуми (СУ)), Крымская подпровинция (Южный берег Крыма (КР)), Центральнокавказская провинция (Северный Кавказ (КВ)), Восточнопонтическая подпровинция (г. Сибай (СИ)), Южносибирская провинция (г. Новосибирск (НВ)), Североалтайская провинция (г. Горно-Алтайск (АЛ)), Юговосточноманчьжурская подпровинция (г. Владивосток (ВЛ)), Северояпонская провинция (о-в Сахалин, о-в Кунашир (КУ)).

Таксономический состав активных синантропных флор

Общее число видов анализируемых АСФ — 1049, относящихся к 91 семейству. Спектр количественных таксономических показателей представлен в табл. 1. Здесь же приводятся абсолютные значения представленности 5 ведущих семейств АСФ для каждой территории. Выбор порога ведущих семейств диктовался бедностью флор и малой насыщенностью семейств видами.

Из табл. 1 видно, что в представленности семейств имеются закономерности, определяемые положением территорий в климатических широтах. Семейства *Poaceae* и *Asteraceae* во всех АСФ занимают первые два места, однако в субмеридиональных и умеренных широтах ведущее положение имеет сем. *Asteraceae*, а в бореальных широтах — *Poaceae*. Закономерным кажется вхождение в пятерку ведущих в АСФ умеренных широт сем. *Chenopodiaceae*, в бореальных и умеренных дальневосточных — *Polygonaceae* и в северных бореальных — *Cyperaceae* и *Ranunculaceae*.

---

[1] Здесь и далее приводятся сокращенные по наиболее значимому пункту названия АСФ, сокращения соответствуют подписям к таблицам и рисункам.

ТАБЛИ

Видовое разнообразие ведущих семейств сосудистых растений в АСФ фитохорий

Семейства	Климатический							
	Субмедитерранный			Умеренный; субконтинентальный европейский, континентальный Западно-Сибирский				
	СУ	КР	КВ	УФ	УР	СИ	АЛ	НВ
Asteraceae	36—1	25—1	32—1	52—1	49—1	56—1	31—1	22—1
Poaceae	19—2	18—2	27—2	48—2	25—2	31—2	22—2	17—2
Fabaceae	7—3—5	10—4	14—3	22—4	17—4	19—4—5	11	7—4
Brassicaceae	4	16—3	5	30—3	14—5	20—3	17—3	9—3
Lamiaceae	7—3—5	6	10—4—5	21—5—7	18—3	10	11	2
Rosaceae	3	6	5	21—5—7	11	11	16—4	5
Chenopodiaceae	1	6	5	21—5—7	17—4	19—4—5	12—5	6—5
Polygonaceae	7—3—5	5	6	19	6	10	11	4
Caryophyllaceae		2	10—4—5	13	14—5	12	8	3
Apiaceae	6	7—5—6	9	12	9	10	7	1
Scrophulariaceae	3	7—5—6	5	10	7	5	2	1
Cyperaceae	1		1	6		4		
Ranunculaceae		3	3	5	4	4	1	
Всего:								
семейств	35	39	32	67	37	41	31	25
родов	104	105	113	239	161	161	120	71
видов	128	153	154	393	236	261	185	98

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 — буквенные сокращения, расшифровка которых дана в тексте. В столб-

Проверка известных для естественных флор ботанико-географических закономерностей показала, что в случае АСФ они проявляются как тенденции только для таких показателей, как доля (процент) однодольных от числа видов цветковых и отношение семейств *Asteraceae* и *Poaceae* друг к другу (табл. 2). Причем перелом наблюдается при переходе от группы АСФ умеренных широт к бореальным, в пределах которых нет закономерного изменения этих показателей. Отмеченные тенденции поддерживаются за счет достаточно больших апофитных блоков АСФ бореальных широт.

Гораздо лучше соответствие широтному положению АСФ показали коэффициенты широтной зональности, рассчитанные как отношение суммы долей АСФ, охватывающих тропические, субтропические, медитерранные, субмедитерранные и субтемператные широты, к сумме долей флоры, встречающихся в умеренных, бореальных и арктических широтах (табл. 2).

Флористическое сходство активных синантропных флор

В качестве меры сходства АСФ был использован коэффициент Жаккара. Результаты представлены на рис. 1.

Наибольшее сходство показали АСФ г. Новосибирска и Северного Алтая (коэффициент 0.91), которые объединились в достаточно компактный кластер с флорами городов Уфы, Сибая и Южного Урала, представляющий синантропные флоры

ЦА 1

разных климатических поясов и областей России и сопредельных стран

	широтный пояс						
	Бореальный					Умеренный; муссонный дальневосточный, тихоокеанский	
	ИР	БЕ	МЕ	ЯК	ЗЫ	ВЛ	КУ
	8—2	12—2	16—2	26—2	10—2	37—1	18—1
	12—1	23—1	30—1	30—1	14—1	27—2	11—2
	3	5—4	3	14—3	2	10—4—5	5
	8—2—3	2	7—3—6	9	4—4—7	12—3	5
	3	3—5		2	1	7	6—5
	4—5—7	2	7—3—6	13—4	4—4—7	7	8—4
	5—4	2	1	11	2	8	1
	4—5—7	7—3	7—3—6	8	6	10—4—5	9—3
	1	2	3	7	4—4—7	5	4
	4—5—7	1	2	4	1	2	3
	1			4	1	3	1
		1	7—3—6	12—5	2	1	
	2	1		8	4—4—7	2	1
	28	24	22	33	25	40	20
	63	60	70	118	54	123	64
	78	75	107	183	72	165	82

цах слева — число видов сосудистых растений, справа — их место в ряду ведущих семейств.

умеренных широт Среднеевропейского и Понтическо-Сибирского флористических регионов. Последние совместно с флорами Центральной Европы (Брно) и Северного Кавказа составляют группу, которая обеспечивает разнообразие ценофлор территорий, включающихся в ареал традиционных центральноевропейских единиц флористической классификации синантропной растительности, вплоть до ассоциаций.

Отдельные группы составляют АСФ севера Западной Сибири и российского Дальнего Востока (северные провинции Циркумбореального и Китайско-Японского регионов), представляющие флоры бореального типа. Для дальневосточных АСФ этот тип — результат сильного влияния на формирование синантропной растительности региона муссонного климата (поздняя холодная весна, ранние осенние заморозки и высокая влажность почв и воздуха). В таких условиях сильно снижается ценозообразующий потенциал многочисленных ксеро- и термофильных заносных видов из западных регионов и южных провинций Китайско-Японского региона. Для АСФ бореального типа характерна малочисленность ценофлор порядков Onopordetalia acanthii, Sisymbrietalia officinalis. В синантропной растительности этих территорий слабо представлены сообщества традиционных единиц растительности, преобладают дедуктивно выделяемые доминантные типы сообществ, непосредственно подчиненные высшим синтаксонам.

АСФ г. Иркутска представляет промежуточное положение между умеренным и бореальным типами.

ТАБЛИЦА 2

Характеристики АСФ фитохорий России и сопредельных стран по отношению к широтному климатическому фактору

АСФ	Абсолютное значение широты, до 1°	Однодольные, % (от всех цветковых)	Отношение *Asteraceae/Poaceae*	Представленность широтных элементов, %								Коэффициент широтной зональности
				тропический	субтропический	медитерранный	субмедитерранный	субтемпературный	умеренный	бореальный	арктический	
Южные широты												
г. Сухуми	43	17.19	1.89	16	33	87	95	77	74	35	3	2.75
г. Владивосток	43	18.18	1.37	8	32	81	71	71	71	49	5	2.10
Южный берег Крыма	44	15.03	1.39	5	10	90	98	78	67	34	3	2.70
Северный Кавказ	44	18.83	1.19	7	10	78	87	80	75	50	4	2.03
о-в Кунашир	44	17.07	1.67	9	11	57	90	88	89	79	16	1.39
Умеренные широты												
г. Иркутск	52	16.67	0.67	9	13	78	94	90	92	76	15	1.55
Южный Урал	52—54	10.59	1.96	5	8	75	93	91	78	62	2	1.92
г. Сибай	53	17.24	1.81	5	8	68	95	92	95	49	3	1.82
Алтай	53	12.97	1.41	6	10	75	92	88	92	66	7	1.64
г. Новосибирск	55	17.35	1.29	8	12	86	92	91	90	60	6	1.85
г. Уфа	55	16.28	1.08	6	9	72	93	90	89	54	5	1.82
Северные широты												
г. Якутск	62	26.23	0.87	4	5	42	78	77	93	80	16	1.09
г. Белоярский	64	33.33	0.52	12	15	68	83	81	88	88	21	1.31
п. Зырянка	65	27.78	0.71	1	4	39	64	64	74	76	44	0.89
пос. Медвежье	66	37.38	0.53	7	10	52	70	66	80	84	40	1.00

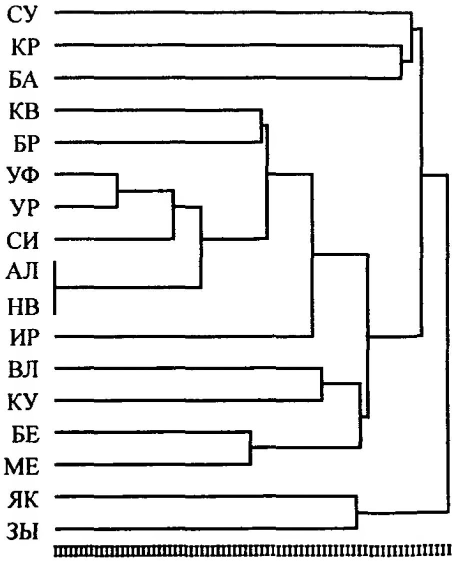


Рис. 1. Дендрограмма сходства АСФ по составу видов.

Нижняя граница = 0.5131; верхняя граница = 0.9078; цена деления шкалы = 0.0055. Здесь и на рис. 2—5 пояснения буквенных обозначений см. в тексте.

Достаточно сильно отличаются АСФ Балкан, Южного берега Крыма и г. Сухуми (Макаронезийско-Средиземноморский регион), и тем не менее они объединяются в один субмедитерранно-медитерранный тип. Для них характерна синтаксономическая обособленность от территорий умеренных широт даже при немалом сходстве синантропных флор. Например, при более чем 50 %-м сходстве синантропных флор городов Ровинь и Крк с примерно равными по площади городами Центральной Европы только 2 европейских синтаксона встречаются на Балканах (Schulte, 1989).

Наиболее сильно отличаются от прочих флоры Якутии (Восточносибирский подрегион Бореальносибирского региона), представляющие резко континентальный бореальный тип АСФ. Здесь космополитная флора составляет небольшую долю синантропной флоры. При небогатом сходном наборе типичных рудералов во всем Циркумбореальном регионе в Восточносибирском подрегионе значительно больше в синантропной флоре региональных антропотолерантных видов.

Сходство фитосоциологических спектров активных синантропных флор

Фитосоциологические спектры являются одной из важнейших характеристик флор (Миркин, Наумова, 1996; Рябова, Ишбирдина, 1996).

Результаты анализа фитосоциологических спектров АСФ отображены на рис. 2. Представленность ценофлоры синтаксона в анализируемых АСФ рассчитывалась как доля от суммарной для всех территорий ценофлоры. Виды с широкой ценотической амплитудой вносили вклад в ценофлоры более чем одного класса.

Подвергшаяся кластеризации матрица (табл. 3) включала долю видов, специфичных для территории, однако не используемых традиционно в качестве диагностических видов синтаксонов синантропной растительности. Как мера сходства использовалось евклидово расстояние.

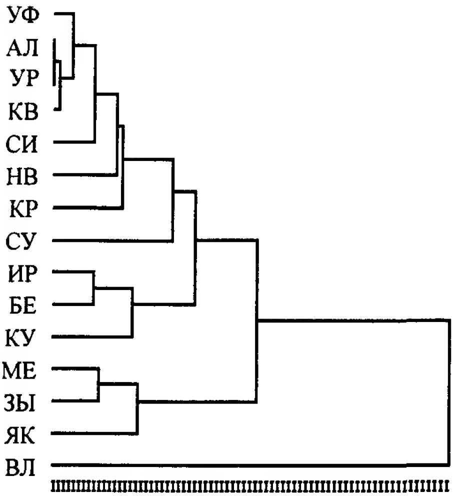


Рис. 2. Дендрограмма сходства АСФ по фитосоциологическому спектру.
Нижняя граница = 111.6649; верхняя граница = 4400.5130; цена деления шкалы = 59.5673.

Наибольшее сходство фитосоциологических спектров имеют АСФ территорий Среднеевропейского и Понтийско-Южносибирского регионов, потенциальной растительностью которых являются леса. Для их фитосоциологических спектров свойственна сбалансированность ценофлор основных синантропных классов.

К этой группе примыкают АСФ лесостепных и степных территорий южных провинций Понтийско-Южносибирского региона (города Сибай, Новосибирск). Для этих флор характерно заметное понижение доли ценофлор гигромезофитных и мезофитных типов синантропной растительности — порядков Artemisietalia vulgaris, Potentillo-Polygonetalia и класса Galio-Urticetea. В растительности это отражается в отсутствии на этих территориях типичных сообществ перечисленных синтаксонов. Здесь эти единицы представлены фрагментами в азональных местообитаниях — затененные берега водоемов, сомкнутый полог древесных насаждений и т. п.

К АСФ умеренных широт Евросибири по фитосоциологической структуре близки АСФ Южного Берега Крыма и г. Сухуми. Однако, как отмечалось, это не находит полного отражения в синантропной растительности и синтаксономии. В условиях субокеанического климата с теплым и влажным летом большинство космополитных рудеральных видов не находит здесь специфичных для субконтинентальных и континентальных областей ксеротермных местообитаний и не выдерживают конкуренции со стороны составляющих основу синантропной растительности тепло- и влаголюбивых средиземноморских антропотолерантных видов и заносных из других океанических и субокеанических областей (например, Дальнего Востока) неофитов.

Отдельный кластер составляют АСФ бореальных широт Западной Сибири и островов Сахалин и Кунашир (Циркумбореальный регион). Для их фитосоциологических спектров примечательно падение доли видов традиционных синантропных синтаксонов. Объединение АСФ Сахалина и Кунашира (Сахалинская провинция Циркумбореального региона) с континентальными бореальными АСФ обусловлено слабым синантропным потенциалом местной флоры. Ценофлоры традиционных синтаксонов представлены здесь их азональными элементами: *Chenopodium album*, *Stellaria media*, *Polygonum aviculare* agg., *Poa annua*, *Elytrigia repens*, *Artemisia vulgaris*, *Arctium tomentosum* и др.

ТАБЛИЦА 3

Представленность ценофлор основных синтаксонов синантропной растительности в АСФ фитохорий разных климатических поясов и секторов России и сопредельных стран

Синтаксоны	Доля от общей ценофлоры синтаксонов в фитохориях климатических широтных поясов и секторов, %														
	Субмедитерранный			Умеренный; субконтинентальный европейский, континентальный Западно-Сибирский					Бореальный					Умеренный муссонный дальневосточный, тихоокеанский	
	СУ	КР	КВ	УФ	УР	СИ	АЛ	НВ	ИР	БЕ	МЕ	ЯК	ЗЫ	ВЛ	КУ
Polygono-Poetea	33.3	29.6	48.1	66.7	37.0	33.3	44.4	40.7	25.9	22.2	22.2	14.8	18.5	29.6	22.2
Bidentetea	14.2	14.2	25.0	67.9	32.1	28.6	50.0	10.7	28.6	17.9	14.3	32.1	25.0	21.4	10.7
Stellarietea mediae	25.6	42.3	38.5	66.7	57.7	41.0	46.2	33.3	30.1	29.5	28.2	21.8	11.5	38.5	24.4
Chenopodietalia albi	19.2	30.8	26.9	59.6	50.0	30.8	30.8	15.4	13.5	17.3	9.6	11.5	1.9	25.0	7.7
Sisymbrietalia	12.2	23.2	14.6	57.3	43.9	43.9	34.1	28.0	6.1	3.7	2.4	13.4	3.7	25.6	4.9
Centaretalia cyani	21.2	38.1	38.1	64.6	57.5	42.5	41.6	22.1	22.1	26.5	20.4	15.0	9.7	31.9	18.6
Artemisietea vulgaris	34.3	31.4	45.7	77.1	65.7	54.3	60.0	42.9	17.1	20.0	8.6	17.1		20.0	14.3
Artemisietalia vulgaris	6.5	23.9	26.1	58.7	30.4	21.7	41.3	15.2	30.4	2.2	4.3	2.2		15.2	15.2
Onopordetalia acanthii	7.1	23.8	23.8	57.1	69.0	66.7	33.3	28.6	9.5	2.4	9.5	9.5		16.6	
Agropyretea repentis	16.7	18.5	33.3	77.8	40.1	44.4	44.4	24.1	18.5	11.1	16.7	25.9	3.7	18.5	13.0
Galio-Urticetea	29.2	16.7	20.8	66.7	37.5	12.5	41.7	12.5	20.8		4.2	8.3		16.7	8.3
Prunetalia	10.0	15.7	20.0	82.9	22.9	17.1	22.9	8.6	11.4	2.9	7.1	4.3		8.6	2.9
Molinio-Arrhenatheretea	26.9	15.4	46.2	69.2	61.5	42.3	69.2	30.8	34.6	38.5	34.6	23.1	11.5	19.2	30.8
Molinietalia	5.6	5.6	27.8	77.8	50.0	50.0	38.9	11.1	11.1	22.2	11.1	33.3	11.1	16.7	5.6
Arrhenatheretalia	22.5	35.0	40.0	65.0	45.0	47.5	30.0	40.0	10.0	10.0	10.0	12.5	5.0	17.5	15.0
Potentillo-Polygonetalia	16.7	16.7	40.0	70.0	30.0	30.0	36.7	6.7	16.7	20.0	16.7	20.0	13.3	20.0	23.3
Chamerio-Matricarion hookeri	7.7			30.8	23.1		15.4		15.4	53.8	100	30.8	38.5	15.4	7.7
Число видов, диагностирующих:															
синантропные синтаксоны,	66	95	100	331	158	139	135	82	59	52	48	56	35	78	47
прочие синтаксоны;	20	20	39	35	73	77	40	13	13	15	42	63	24	27	9
синтаксономически неопределенных,	42	34	12	9	1	39	7	1	5	5	10	62	13	53	26
беглецов из культуры	(5)	4	3	18	4	6	3	2	1	3	7	2		7	
Всего видов:	128	153	154	393	236	261	185	98	78	75	107	183	72	165	82

На более высоком уровне отделяется кластер, объединяющий АСФ Якутии и севера Западной Сибири. Для АСФ этих территорий характерно падение вплоть до отсутствия доли ценофлор основных синтаксонов синантропной растительности. Космополитная рудеральная флора представлена здесь очень малым числом видов. Преобладающими в АСФ являются индигенные виды. В синтаксономии этот факт отражается, как и в предыдущем случае, в выделении безранговых сообществ, дедуктивно относимых к высшим единицам на основе доминирования космополитных видов. Основное разнообразие составляют синтаксоны антропогенных вариантов региональной растительности.

Крайний вариант по фитосоциологическому спектру представляет АСФ Южного Приморья, где преобладающую долю АСФ составляют антропотолерантные виды восточноазиатского происхождения. Однако этот потенциал в климатических условиях Южного Приморья слабо реализуется в растительности и, видимо, в полной мере может отразиться в синтаксономии синантропной растительности более южных провинций Китайско-Японского региона.

Сходство активных синантропных флор

В табл. 4 приводятся спектры географических элементов в АСФ территорий. Географические элементы соответствуют элементам флоры по H. Meusel et al. (1965). При характеристике ареалов использовались также данные W. Rothmaler (1976), «Флоры СССР» (1934—1964) и региональных определителей. На основе этих данных проведена кластеризация АСФ с использованием евклидового расстояния, результаты отображены на рис. 3.

По представленности географических элементов АСФ объединились в 2 контрастные группы по участию в них европейско-западноазиатского географического элемента.

Первая группа объединила АСФ Среднеевропейского, Понтическо-Сибирского и Макаронезийско-Средиземноморского регионов. Эта группа характеризуется высокой долей европейско-западноазиатского элемента. В свою очередь, группа распадается на 2 кластера, собирающие АСФ Среднеевропейского, Понтического-Си-

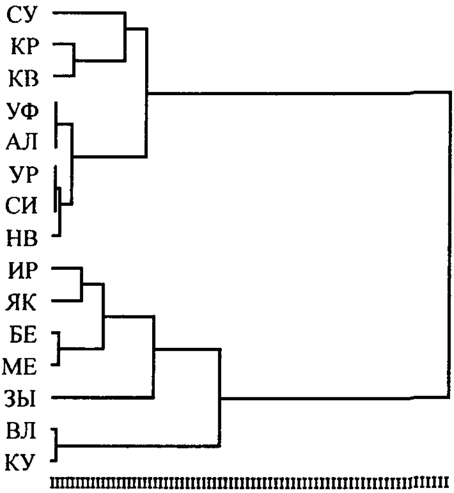


Рис. 3. Дендрограмма сходства АСФ по составу географических элементов.
Нижняя граница = 13.6176; верхняя граница = 3303.8840; цена деления шкалы = 45.6982.

бирского и Макаронезийско-Средиземноморского регионов. В последнем значительно выше доля суммы европейского и европейско-переднеазиатского географических элементов.

Вторая группа, объединяющая АСФ Циркумбореального и северных провинций Китайско-Японского регионов, также разделяется на 2 региональных кластера. Причем АСФ пос. Зырянка занимает здесь промежуточное положение, объясняемое пограничным положением территории.

Таким образом, по участию географических элементов АСФ подразделяются на 2 типа: европейско-южносибирский (внутри которого выделяется средиземноморский подтип) и бореальносибирско-восточноазиатский (с бореальносибирским и восточноазиатским подтипами). Характерным для бореальносибирского подтипа является очень высокая доля космополитного элемента — суммарная доля циркумполярных и евразийских видов составляет 61—71 %. Восточноазиатский подтип отличается значительной долей региональных видов — 26—27 %.

Основные факторы дифференциации активных синантропных флор

Для оценки определяющих формирование АСФ факторов была проведена многомерная непрямая ординация флор (анализ главных компонент, пакет программ SYNTAX IV) (Podani, 1990). Последовательное увеличение числа осей ординации позволило идентифицировать 3 ведущих фактора с максимальными вкладами в вариации.

На ось фактора 1 (рис. 4), определяемого как генетический фактор, проецируются АСФ от группы, представляющей АСФ Понтической, Сарматской, Южносибирской и Североалтайской провинций, где, как было показано, высока доля европейско-западноазиатских видов (29—37 %), до флор Бореальнозападносибирской, Самоедской, Центральноякутской, Северо-восточноякутской и Североянонской провинций с невысокой долей указанной группы (3—15 %) (табл. 4).

Фактор 2 можно идентифицировать с комплексным климатическим фактором океаничности (или континентальности). На континентальную часть оси проецируются АСФ городов Якутска и Сибая, а на океаническую — АСФ Балкан и г. Сухуми. Между этими полюсами располагаются 2 группы: субконтинентальная (Южный Урал, Алтай, города Уфа, Новосибирск и др.) и субокеаническая (города Владивосток, Брно, о-в Кунашир, Северный Кавказ).

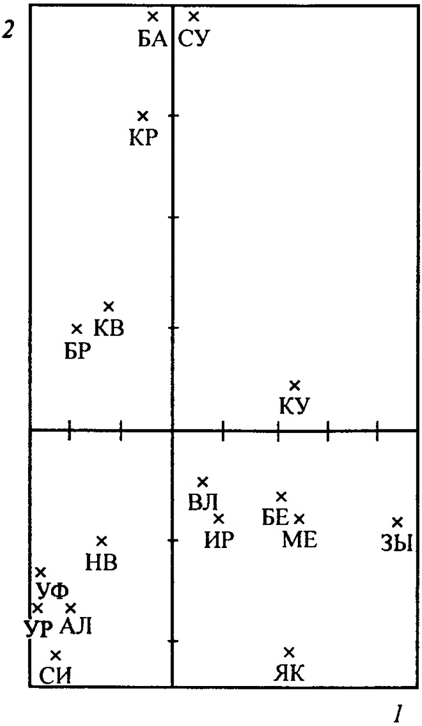


Рис. 4. Ординация АСФ в осях генетического (*1*) фактора и фактора континентальности (*2*).

Горизонтальная ось (*1*): минимальное значение = –0.2728; максимальное значение = 0.4740; цена деления шкалы = 0.0098. Вертикальная ось (*2*): минимальное значение = –0.2143; максимальное значение = 0.4170; цена деления шкалы = 0.0105.

ТАБЛИЦА 4

Представленность географических элементов в АСФ фитохорий разных климатических поясов и областей России и сопредельных стран

Ареалы	Доля географических элементов АСФ в фитохориях климатических широтных поясов и секторов, %														
	Субмедитерранный			Умеренный; субконтинентальный европейский, континентальный Западно-Сибирский					Бореальный					Умеренный; муссонный дальневосточный, тихоокеанский	
	СУ	КР	КВ	УФ	УР	СИ	АЛ	НВ	ИР	БЕ	МЕ	ЯК	ЗЫ	ВЛ	КУ
ЦП	18.0	8.5	14.9	14.5	16.1	13.8	20.5	19.4	26.9	36.0	43.0	28.4	44.4	17.4	21.0
ЕА	14.8	12.4	18.2	26.0	25.4	26.9	26.5	24.5	35.9	32.0	27.1	32.8	26.4	20.4	24.7
(ЦП + ЕА)	32.8	20.9	33.1	40.5	41.5	40.7	47.0	43.9	62.8	68.0	70.1	61.2	70.8	37.8	45.7
ЕзА	18.0	34.0	32.5	28.5	36.0	36.9	28.6	36.7	16.7	14.7	12.1	6.0	2.8	13.1	9.9
ЕСиб		2.0	5.2	6.6	8.5	7.3	4.9	3.1	5.1	4.0	2.8	3.8		0.6	2.5
ЕцА	3.9	7.2	1.3	0.5	0.4	1.9	0.5	1.0							
Е	14.8	22.2	16.2	12.5	6.4	6.5	8.6	4.1	3.8	2.7	5.6	1.6		3.0	4.9
ЕпА	4.7	8.5	4.5	0.3	0.4	0.4	0.5	1.0	1.3	1.3	0.9				
А	1.6		1.3	1.0	0.8	1.5	1.1	2.0	2.6	1.3	2.8	8.2	1.4	3.0	1.2
зА	0.8	0.7	0.6	1.0	0.4	0.8	1.1	2.0	1.3			1.1	1.4	2.4	
пА		2.6		0.8	1.3	0.4	0.5			1.3	1.9			1.8	1.2
Сиб				0.3								9.3	2.8	0.6	
Инд	0.8			0.3			0.5		1.3					0.6	1.2
вА	3.9	0.7		1.0	0.4		1.1			1.3	0.9	4.9	13.9	26.3	27.2
Ам	7.0		2.6	2.8	1.7	1.5	1.6	3.1	1.3	2.7	0.9	1.1	1.4	6.6	2.5
сАм	4.7			0.3			0.5	1.0							
вАм	0.8		0.6	1.0	0.4	0.4	0.5		1.3					0.6	
зАм	1.6	1.3	0.6	1.8	1.7	1.2	2.2	2.0	1.3	2.7	0.9			1.8	
цАм				0.3										0.6	
юАм	3.1														
(сумма Ам)	17.2	1.3	3.8	6.2	3.8	3.1	4.8	6.1	3.9	5.4	1.8	1.1	1.4	9.6	2.5
Аф				0.3											
Дизъюнктивный	1.6		1.3	0.5		0.4	0.5		1.3		0.9	2.7	5.6	1.2	3.7
Всего видов:	128	153	154	393	236	260	185	98	78	75	107	183	72	167	81

Примечание. ЦП — циркумполярный, ЕА — евроазиатский, ЕзА — европейско-западноазиатский, ЕСиб — евросибирский, ЕцА — европейско-центральноазиатский, Е — европейский, ЕпА — европейско-переднеазиатский, А — азиатский, зА — западноазиатский, пА — переднеазиатский, Сиб — сибирский, Инд — индийский, вА — восточноазиатский, Ам — американский, сАм — североамериканский, вАм — восточноамериканский, зАм — западноамериканский, цАм — центральноамериканский, юАм — южноамериканский, Аф — африканский.

ТАБЛИЦА 5

Представленность долготных элементов в АСФ фитохорий территории России и сопредельных стран

АСФ	Долготный элемент, %				Коэффициент долготной зональности (континентальности)
	океанический	субокеанический	субконтинентальный	континентальный	
г. Сухуми	80	100	95	33	1.41
Южный берег Крыма	65	96	95	42	1.18
Северный Кавказ	65	97	97	44	1.15
о-в Кунашир	64	100	99	53	1.08
г. Уфа	60	97	97	48	1.08
г. Владивосток	55	93	95	47	1.04
Алтай	60	94	97	56	1.01
Южный Урал	55	94	97	53	0.99
г. Белоярский	69	88	93	69	0.97
г. Иркутск	62	99	97	71	0.96
г. Новосибирск	57	95	99	64	0.93
пос. Медвежье	58	89	96	72	0.88
г. Сибай	41	83	95	68	0.76
пос. Зырянка	39	78	89	72	0.73
г. Якутск	32	68	97	86	0.58

По оси фактора 2 АСФ ординированы по их насыщенности океаническим и субокеаническими элементами, слагаемыми видами европейского, европейско-переднеазиатского и американского происхождения. Доля этих видов в АСФ континентального полюса (Восточнопонтическая подпровинция и Центральноякутская провинция) составляет 3—10 %, тогда как на океаническом полюсе, где наблюдается скопление АСФ Макаронезийско-Средиземноморского региона, доля их 32—37 % (табл. 4).

Анализ долготных (секторальных) элементов АСФ и координация территорий по долготному коэффициенту, рассчитанному как отношение суммы долей АСФ, охватывающих ареалом океанические и субокеанические регионы, к сумме долей с ареалом в субконтинентальных и континентальных регионах, дал сходные результаты (табл. 5).[2] Положение г. Уфы в группе территорий с субокеаническим климатом можно рассматривать как проявление тенденции океанизации материковых синантропных флор, которая проявляется при интенсивных исследованиях. Отношение АСФ пос. Зырянка к группе субконтинентальных флор объясняется смягчающим влиянием на климат воздушных масс, поступающих с Тихого океана.

Фактор 3 (рис. 5) трактуется как комплексный экотопический, определяемый взаимодействием эдафо-климатического и антропогенных факторов. Этот комплексный фактор определяет разнообразие типов местообитаний и соответственно сообществ. На одном полюсе оси фактора находятся АСФ г. Белоярский и о-ва Кунашир, которые слагают небольшое число фитоценозов ограниченного числа традиционных высших синтаксонов. На другом полюсе — АСФ г. Якутска, где синантропная растительность представлена помимо фрагментов большинства традиционных синантропных классов и порядков (Stellarietea mediae, Polygono arenastri-Poe-

---

[2] При расчетах учитывался вес видов от 1 до 3, в соответствии с графическим отображением по W. Rothmaler (1976).

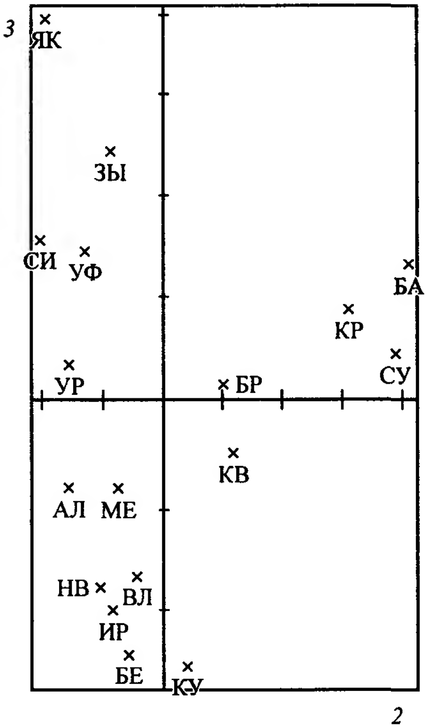


Рис. 5. Ординация АСФ в осях фактора континентальности (*2*) и комплексного экотопического фактора (*3*).

Горизонтальная ось (*2*): минимальное значение = –0.2143; максимальное значение = 0.4170; цена деления шкалы = 0.0083. Вертикальная ось (*3*): минимальное значение = –0.2500; максимальное значение = 0.4008; цена деления шкалы = 0.0109.

tea annuae, Agropyretea repentis, Molinio-Arrhenatheretea, Bidentetea tripartiti) также антропогенными вариантами классов Phragmiti-Magnocaricetea и Puccinellio-Salicornietea и лугово-степной растительности.

Взаимным влиянием экотопического фактора и фактора континентальности вызвано векторизованное изменение (увеличение) бета-разнообразия как в направлении увеличения континентальности, так и океаничности климата. Причем в континентальных областях в условиях сильно урбанизированных территорий выше как ожидаемое разнообразие сообществ, так и реализованное.

Заключение

Таким образом, состав АСФ адекватно природным и антропогенным факторам отражает процессы становления синантропных флор и растительности в масштабах географических регионов. Основными комплексными факторами, судя по усилению их роли в процессах формирования флор и растительности селитебных территорий, являются экотопический, климатический (континентальность) и историко-генетический факторы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ишбирдин А. Р. О некоторых чертах синантропной растительности Владивостока // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 4. С. 65—69.

Ишбирдин А. Р. Эколого-географические закономерности синантропной флоры России I. Хорология основных синтаксонов растительности // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 27—36.

Миркин Б. М., *Наумова Л. Г.* О «нише» сравнительной флористики в современной науке о растительности // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 3. С. 399—409.

Рябова Т., *Ишбирдина Л. М.* О некоторых синтаксономических закономерностях растительности городов республики Башкортостан // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 2. С. 70—75.

Флора СССР / Под ред. В. Л. Комарова. Л., 1934—1964. Т. 1—30.

Шмидт В. М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 2. С. 172—183.

Юрцев Б. А., *Семкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1733.

Grull F. Fytocenologicka charakteristika ruderalnich spolecenstev na uzemi mesta Brna. Praha: Academia. 1981. 127 S.

Kopecky K. Deduktive Methode syntaxonomischer Klassification anthropogener Pflanzengesellschaften // Acta Bot. Acad. Sci. Slovacae. Ser. A. 1978. N 3. S. 373—384.

Kopecky K., *Hejny S.* Die Stauden- und Greisreichen Ruderalgesellschaften Bohmes unter Anvendung der Deduktiven Methode der syntaxonomischen Klassifizierung // Folia Geobot. Phytotax. 1990. Bd 25. S. 356—380.

Meusel H., *Jager E.*, *Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Teil 1 // Jena: Veb Gustav Fischer Verlag. 1965. 583 S.

Podani J. SYN-TAX IV: Computer programs for data analysis in ecology and systematics on IBM-PC and Macintosh computers. Trieste. 1990. 145 p.

Rothmaler W. Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD // Berlin: Volk und Wissen volkseigener Verlag. 1976. 811 S.

Schulte W. Zur Flora und Vegetation der Stadte Rovinj und Krk (Jugoslavien) // Tuexenia. Göttingen. 1989. N 9. S. 199—223.

SUMMARY

Geographical regularities of active synanthropic floras (ASF) are analysed. ASF are considered as sums of coenofloras of the main diversity of synanthropic communities of the areas. In practice, an active flora was a list of species recorded in geobotanical descriptions of the synanthropic communities. To increase the ASF resistance as the floras under comparison and to eliminate accidental factors, the lists of spatially close ASF were united by botanical geographical provinces (according to Meusel et al., 1965). 17 ASF from 15 phytochories were analysed. ASF are classified by taxonomic composition, by composition of geoelements and ecological coenotic groups of species, which diagnose higher syntaxa of the synanthropic vegetation. Using ordination methods, it was shown that the main factors, which determine a character of the synanthropis floras and vegetation, are genetic, climatic (continentality) and ecotopic factors.

УДК 581.9 (571.62) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 9

© А. Б. Мельникова,[1] А. Н. Махинов[2]

О НАХОЖДЕНИИ *MICROBIOTA DECUSSATA* (*CUPRESSACEAE*) НА НЕОБЫЧНО НИЗКОЙ ВЫСОТЕ НАД УРОВНЕМ МОРЯ

A. B. MELNIKOVA, A. N. MAKHINOV. ON THE RECORD OF *MICROBIOTA DECUSSATA* (*CUPRESSACEAE*) AT UNCOMMONLY LOW ALTITUDE

[1] Большехехцирский государственный природный заповедник
680502 Хабаровский край, с. Бычиха, ул. Юбилейная, 8
Факс (4212) 97 48 69
E-mail: khekhtsyr@reserve.kht.ru
[2] Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
680000 Хабаровск, ул. Ким Ю. Чена, 65
Факс (4212) 32 57 55
E-mail: dmitry@ivep.khv.ru

Поступила 19.02.2004
Окончательный вариант получен 26.02.2004

Впервые обнаружено нахождение *Microbiota decussata* на высоте 340 м над ур. м. Приведены сведения об особенностях физико-географических условий местообитаний этого вида. Обоснована необходимость придания исследуемой территории статуса памятника природы краевого значения. На исследуемой территории выявлены 2 вида, внесенных в Красные книги: *Taxus cuspidata* и лишайник *Lobaria pulmonaria*.

Ключевые слова: *Microbiota*, экология, памятник природы, Хабаровский край.

Microbiota decussata Kom. (микробиота перекрестнопарная) является эндемичным видом хр. Сихотэ-Алинь, протянувшегося почти меридионально по территории Приморского и Хабаровского краев. Она внесена в Красные книги России (Ильяшенко, Ильяшенко, 2000) и Хабаровского края (Красная..., 1999). Основной ареал вида находится в Приморье. В Хабаровском крае *M. decussata* ранее была известна из двух пунктов в бассейне р. Хор: верховье р. Катэн на высоте 1140 м над ур. м., сбор И. В. Грушвицкого 1937 г.; верховье р. Ко, 1000 м над ур. м., сбор Г. Э. Куренцовой 1958 г. (Куренцова, 1968; Коропачинский, 1989; Вышин, 1990; Шлотгауэр, Мельникова, 1990).

Популяция *M. decussata* найдена в западной части горной системы Сихотэ-Алинь (47°16′ с. ш., 135°58′ в. д., Хабаровский край, район им. Лазо, 150 км ЮВ Хабаровска или 20 км СЗ пос. Солонцовый, верхнее течение р. Большая Коломи (приток р. Катэн)) на высоте 340 м над ур. м. Исследуемая территория является 3-м пунктом произрастания вида в бассейне р. Хор. Она характеризуется низкогорным интенсивно расчлененным рельефом эрозионно-денудационного типа. Долина реки глубоко врезана и имеет трапециевидный поперечный профиль с узким днищем и крутыми склонами (крутизна 35—40°), представляющими собой каменистые россыпи из беспорядочно разбросанных глыб андезито-базальтов с пустотами, просматривающимися на глубину до 1 м. Большая глубина распадков и их крутые склоны создают охлаждающий эффект в нижней части долины р. Большая Коломи, способствующий произрастанию микробиоты на предельно низкой высоте, что не характерно для ее обычных местообитаний. Почвы — горные, органогенно-щебнистые, с подвешенным горизонтом, залегающие непосредственно на обломках глыб.

Впервые *M. decussata* обнаружена на склоне ЮВ экспозиции правобережья р. Большая Коломи в 1996 г. (Мельникова, Баталов, 1999). О существовании «маленькой туи» в этом месте стало известно от В. Е. Круглова — таежника-охотоведа. В 2002 г. этот вид был обнаружен нами и на противоположном берегу р. Большая Коломи также на каменистых россыпях на склоне СЗ экспозиции.

В горах Сихотэ-Алиня микробиота перекрестнопарная обычно приурочена к окраинам каменистых россыпей в верхних частях склонов и на выположенных вершинах на высоте до 1600 м над ур. м., но не ниже 500 м (Врищ, 2001), достигая возраста 100 лет.

Выявленная новая популяция является достаточно необычной, поскольку произрастает в других экологических условиях на предельно низкой высоте, чем было известно ранее. Она представлена 4 монодоминантными зарослями на правом склоне долины р. Большая Коломи и 3 — на левом склоне реки, самая низкая граница которых находится на высоте 340 м над ур. м.

M. decussata находится в разных возрастных состояниях. Наряду с вегетативными побегами, часто достигающими 2—2.5 м в дл., нередки и генеративные с нормально развитыми шишками. Семена достаточно хорошо вызревают. Произрастание этого вида здесь обусловлено сочетанием нескольких природных факторов: охлаждающим влиянием холодных горных ручьев в глубоких долинах; большой мощностью мохового покрова, удерживающего холод; густым покрытием каменистых глыб лишайниками, защищающими их от перегрева.

Заросли *M. decussata* приурочены к окраинам каменистых россыпей, прилегающих к границе хвойно-широколиственного леса: в 1-м ярусе — *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Larix cajanderi*; во 2-м — обычны *Abies nephrolepis*, *Betula costata*, *B. lanata*, *Tilia amurensis*, *Acer mono*. Кустарниковый ярус развит слабо. В прогалинах между зарослями микробиоты перекрестнопарной встречаются *Pinus koraiensis*, *Acer ukurunduense*, *A. tegmentosum* и *Padus maackii*, изредка *Sorbus amurensis*, *Maackia amurensis*, *Aralia elata*; из кустарников — *Spiraea flexuosa*, *Euonymus macroptera*, *E. maackiit* и *Rhododendron dauricum*.

Произрастает монодоминантными зарослями, простирающимися поперек склона в виде широких полос. Они чередуются с такими же густыми зарослями *Ledum hypoleucum*. Вблизи вершины сопки между этими полосами *M. decussata* обычны представители пихтово-елово-мелкопапоротниково-зеленомошно-сфагнового леса: *Waldsteinia ternata*, *Linnaea borealis*, *Angelica maximowiczii*, *Carex callitrichos*, *Pyrola renifolia*, отмечаются заросли *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *L. obscurum*, *Diphasium complanatum* (последний только на левобережном склоне). Из мхов обычны *Sphagnum girgensohnii*, *S. squarrosum*, *Polytrichum juniperinum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Под густым пологом зарослей микробиоты перекрестнопарной травянистая растительность представлена только 6 видами: *Scutellaria dentata*, *Oxalis acetosella*, *Viola selkirkii*, *Moehringia lateriflora*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*. Собственно каменистые россыпи покрыты лишайниками различной формы восточноазиатских видов. На открытых местах образуется переходная полоса между каменистыми россыпями с одной стороны и зарослями *M. decussata* — с другой, из низкорослых ксеромезофитов — *Sedum middendorfianum*, *Rubus komarovii* и изредка встречающихся среди них *Hypericum attenuatum* и *Euphorbia discolor*.

В целом заросли микробиоты перекрестнопарной на левобережье находятся в лучшем состоянии по сравнению с произрастанием ее на правобережье, где вблизи проходит лесовозная дорога, являющаяся источником антропогенного воздействия.

M. decussata — вечнозеленый, простертый с исключительно мощной корневой системой кустарник со стелющимися и приподнимающимися над землей ветвями. Этот вид выполняет ряд важнейших экологических функций: прежде всего склоностабилизирующую и почвообразующую. Обнаруженная новая популяция очень уязвима вследствие следующих факторов: неспособности семян распространяться на большие расстояния, узости экологической ниши и высокой подверженности пожарам. Данные факторы обусловливают ее слабую восстанавливающую способность. Территория произрастания на правобережье р. Большая Коломи подвергается ощутимым антропогенным нагрузкам. Нами были обнаружены следы пожара, обломанные ветви, вырубленные кустарники. Изъятый при строительстве дороги в нижней части склона грунт уже привел к уничтожению нескольких десятков квадратных метров зарослей микробиоты перекрестнопарной.

Помимо *M. decussata* здесь встречены другие редкие виды: на левом склоне долины обнаружена стелющаяся форма тиса остроконечного (*Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl.), а на каменистых россыпях — новое местонахождение для Хабаровского края лишайника лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.).

С целью сохранения этой уникальной экосистемы мы предложили включить ее в особо охраняемые природные территории (ООПТ) (Мельникова, Долгих, 1997). В 2002 г. нами был разработан проект паспорта на памятник природы краевого значения «Каменистые россыпи с произрастанием микробиоты» (район им. Лазо, площадь 42.5 га в границах Кафэнского лесничества Хорского лесхоза).

Гербарные образцы с исследуемой территории хранятся в Гербарии Большехехцирского заповедника в специальной коллекции «Флора района им. Лазо». Дублеты видов, внесенных в Красные книги, переданы в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА).

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке правительства Хабаровского края (проект № 39/2 26.07.02).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Врищ А. Э. Хвойные // Растительный мир Сихотэ-Алиня. Владивосток, 2001. С. 60—68.

Вышин И. Б. Сосудистые растения высокогорий Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1990. 186 с.

Ильяшенко В. Ю., Ильяшенко Е. И. Красная книга России: правовые акты. М., 2000. 134 с.

Коропачинский И. Ю. Род микробиота — *Microbiota* Kom. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 2. С. 24.

Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Издание второе, исправленное и дополненное. Хабаровск, 2000. 453 с.

Куренцова Г. Э. Реликтовые растения Приморья. Л., 1968. 72 с.

Мельникова А. Б., Баталов А. С. Семейство кипарисовые, *Cupressaceae* // Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск, 2000. С. 161—162.

Мельникова А. Б., Долгих А. М. О создании новых памятников природы в Хабаровском крае // Тез. докл. III Дальневост. конф. по заповедному делу. Владивосток, 1997. С. 75—76.

Шлотгауэр С. Д., Мельникова А. Б. Они нуждаются в защите: Редкие растения Хабаровского края. Хабаровск, 1990. 288 с.

SUMMARY

For the first time, a locality of *Microbiota decussata* at the uncommonly low altitude, 340 m a. s. l., wsa recorded. Data on peculiarities of physiographical conditions of the area are given. The reasons for preserving this area as a monument of nature of the Krai rank are adduced. In addition to *Microbiota decussata*, 2 more species entered the Red Data Books are recorded there, *Taxus cuspidata* and the lichen *Lobaria pulmonaria*.

УДК 581.526.53.(571.1)

© О. В. Барышева

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАМЕНИСТЫХ ОБНАЖЕНИЙ В ДОЛИНЕ РЕКИ ТОМЬ

O. V. BARYSHEVA. THE VEGETATION OF THE ROCKY OUTCROPS IN THE TOM RIVER VALLEY

Кузбасский ботанический сад
650025 Кемерово, ул. Рукавишникова, 2
E-mail: kupr.@kemsc.ru
Поступила 16.10.2003

Впервые приведены фитоценотические характеристики петрофитно-степных сообществ на каменистых обнажениях в долине р. Томь.

Ключевые слова: растительность, степные сообщества, Западная Сибирь.

При изучении флоры каменистых обнажений в долине р. Томь в течение 1998—2002 гг. проводилось также геоботаническое обследование территории. Сделано 140 геоботанических описаний, отражающих разнообразие сообществ исследованного района.

Томь — правый приток р. Оби. Она пересекает 3 геолого-географических района: Кузнецкий Алатау, Кузнецкий бассейн и Колывань—Томскую складчатую зону. Климат изученного района резко континентальный. Абсолютный температурный максимум равен +37 °С, абсолютный минимум — 54.4 °С (Колобков, 1950; Агроклиматические..., 1971). Благоприятный для вегетации период начинается в последнюю декаду апреля и первую половину мая; конец этого периода падает на последнюю декаду сентября—первую декаду октября.

В долине р. Томь представлены отложения от докембрийских до четвертичных (Воскресенский, 1962). Преобладающими горными породами являются песчаники, сланцы, алевролиты, известняки, базальты и граниты. Обнажения коренных пород в долине тянутся прерывистой полосой различной протяженностью от 0.2 до 20 км. Почвы щебнистые, маломощные, почвообразующей породой выступает делювий.

Растительность каменистых обнажений представлена: 1) каменистой степью; 2) петрофитными сообществами; 3) кустарниковыми сообществами; 4) группировками на скалах и осыпях. Состав и структура сообществ сильно варьируют в зависимости от крутизны склонов, степени каменистости субстрата, минералогического состава пород и от растительности, окружающей обнажения. В растительном покрове ведущую роль играют степные сообщества, преобладающие по площади. Они занимают наиболее пологие склоны и щебнисто-мелкоземистые террасы. Изучение таких степных участков показало, что большая часть фитоценозов представляет собой петрофитные варианты разнотравно-дерновиннозлаковых сообществ степной зоны (Куминова, 1960; Лавренко и др., 1991; Титлянова и др., 2002). Кустарниковые сообщества чаще всего встречаются в понижениях рельефа, т. е. в местах с повышенным увлажнением. На наиболее крутых склонах (группировки скал и осыпей) большее влияние на растительность оказывают экотопические факторы и меньшее — ценотические.

Фитоценотические характеристики сообществ

Каменистые степи

Типчаково-ковыльные (Stipa capillata-Festuca pseudovina) каменистые степи

Сообщсства занимают мелкоземисто-щебнистые (обычно верхние) участки южных и юго-восточных склонов крутизной до 40—45°, преимущественно на обнажениях сланцев.

Кустарниковый ярус не выражен, но встречаются отдельные кусты *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana arborescens*, *Spiraea media*. В травяном покрове проективное покрытие 50—70 %, достаточно четко прослеживается 3 яруса. Верхний ярус (50—70 см выс.) сложен генеративными побегами *Stipa capillata*. Средний ярус (15—25 см выс.) представлен *Festuca pseudovina*, *Seseli ledebourii*, *Carex pediformis*, *Veronica spicata*, *Onosma simplicissima*, *Galium verum*. Нижний ярус, не превышающий 6 см, образует мелкотравье — *Orostachys spinosa*, *Potentilla humifusa*, *P. acaulis*, *Draba nemorosa*, *Androsace maxima*, *A. lactiflora*, *Astragalus testiculatus*. Травостой последнего яруса неоднородный, его горизонтальная структура имеет мозаичный рисунок, так как пятна травостоя чередуются с открытыми мелкоземисто-щебнистыми участками. Моховой покров практически отсутствует; встречаются только отдельные мелкие дернинки *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus* и *Phascum cuspidatum*. Хорошо выражена сезонная смена аспектов. Весной (в мае) ярко-желтый аспект создают цветущие *Chorispora sibirica*, *Potentilla humifusa*, *P. acaulis*, *Draba nemorosa*, белые вкрапления дает *Androsace lactiflora*. Начало лета (июнь) характеризуется цветением *Seseli ledebourii* и отцветанием *Stipa capillata*, придающими желтовато-белый аспект с желтыми пятнами отцветающих куртин *Onosma simplicissima*. Со второй декады июля общий фон тускнеет, аспект рыжевато-зеленоватый с ярко-желтыми и синими пятнами от цветущих *Galium verum* и *Veronica spicata*. В конце лета (август—сентябрь) аспект зеленовато-бурый, оживленный цветением *Artemisia commutata*, *A. frigida* и *Galatella angustissima*.

Овсецово-перистоковыльные (Stipa pennata-Helictotrichon desertorum) каменистые степи

Сообщества занимают верхние части южных и юго-восточных склонов на обнажениях известняков.

Кустарниковый ярус представлен отдельными кустами *Spiraea media* и *Cotoneaster melanocarpus*. Общее проективное покрытие травостоя составляет 60—70 %. В травянистом покрове можно выделить 3 яруса. Верхний ярус (до 75 см выс.) слагают генеративные побеги *Stipa pennata*. В среднем ярусе (30—50 см выс.) доминирует *Helictotrichon desertorum*, присутствуют *Carex pediformis*, *Artemisia commutata*, *A. glauca* с разнотравьем. Нижний ярус сложен *Veronica spicata*, *Campanula sibirica*, *Oxytropis campanulata*, *Bupleurum multinerve*, *Goniolimon speciosum*, *Potentilla humifusa*, *P. argentea*, *Plantago urvillei* приблизительно с равным их участием.

Овсецово-разнотравно-ковыльные (Stipa capillata-Helictotrichon desertorum) каменистые степи

Сообщества на обнажениях известняков и алевролитов приурочены к верхней части южных и юго-восточных склонов.

Кустарниковый ярус слабо выражен, его представляют *Spiraea hypericifolia*, образующие группы отдельных кустов высотой не более 40 см, и отдельно возвышающиеся *Cotoneaster melanocarpus* и *Caragana frutex*. В травостое (покрытие 65—70 %) выделяются 3 яруса. В верхнем ярусе (55—70 см выс.) доминирует *Stipa capillata*, содоминирует *Helictotrichon desertorum*, к ним примешиваются *Asparagus officinalis*, *Phlomis tuberosa*, *Gypsophila altissima*, единично *Peucedanum morisonii*. Средний ярус (35—50 см) сложен разнотравьем с примесью злаков: *Seseli ledebourii*, *Artemisia glauca*, *A. frigida*, *Carex pediformis*, *Galium verum*, *Agrostis tenuis*, *Koeleria cristata*. Нижний ярус представлен в основном *Veronica incana*, *Oxytropis pilosa*, *Onosma simplicissima*, *Goniolimon speciosum*, *Adonis vernalis*, *Iris humilis*, вкраплениями присутствуют виды мелкотравья: *Fragaria viridis*, *Sedum hybridum*, *Alyssum lenense*, *Androsace lactiflora*. Моховой покров практически не развит.

Полынно-ковыльно-типчаковые (Stipa capillata—Artemisia frigida—Festuca pseudovina) каменистые степи

Сообщества на обнажениях сланцев приурочены к слабо террасированным южным склонам небольшой крутизны (25—35°).

Полидоминантные травяные фитоценозы с двумя или тремя более или менее выраженными ярусами травостоя. Общее проективное покрытие — 50—60 %. Первый ярус (50—80 см выс.) образует *Stipa capillata*, часто с примесью видов разнотравья. Второй ярус (25—45 см выс.) образован доминирующей *Festuca pseudovina*, а также *Koeleria cristata*, *Phleum phleoides* и разнотравьем. Третий ярус (5—25 см выс.) представлен обычно малообильным разнотравьем — *Potentilla bifurca*, *P. humifusa*, *Campanula sibirica*, *Astragalus testiculatus*, *Seseli ledebourii*, *Galium verum*, *Onosma simplicissima*. Распределение видов неравномерное, пятнистое, выделяются участки с преобладанием *Artemisia frigida*. Мхи занимают до 10 % площади камней на открытых участках, представлены преимущественно *Schistidium apocarpum*, *Coscinodon cribrosus*.

Разнотравно-осоково-типчаковые (Carex pediformis—Festuca pseudovina) каменистые степи

Сообщества на обнажениях известняков и аргиллитов представлены на южных склонах с крутизной 30—45°.

Общее проективное покрытие травостоя — 50—65 %. Редко возвышающиеся над травостоем кустарники представлены *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana arborescens*, *C. frutex*, *Spiraea hypericifolia*. Травяной покров двухъярусный. Высота первого яруса 25—35 см, второго — 5—15 см. Доминантами травяного покрова являются *Festuca pseudovina*, *Stipa capillata*, *Carex pediformis*, *Potentilla bifurca*, *Artemisia glauca*, *Poa angustifolia*. К постоянным видам относятся *Artemisia commutata*, *Veronica spicata*, *Astragalus testiculatus*, *Goniolimon speciosum*. Моховой покров представлен в основном *Abietinella abietina*, заполняющим просветы между дернинами. Сезонная смена аспектов хорошо выражена.

Обедненные варианты таких степей широко представлены на более крутых террасированных склонах, где часть степных видов выпадает, а роль петрофитов возрастает. Общее проективное покрытие в таких фитоценозах не превышает 30 %.

Мелкотравно-типчаковые (Festuca pseudovina—Orostachys spinosa-Potentilla acaulis) каменистые степи

Сообщества на обнажениях пород различного литологического состава представлены на южных склонах с крутизной 30—45°.

Из кустарников присутствуют низкорослые *Spiraea hypericifolia* и *Cotoneaster melanocarpus*. Ярусность травостоя не выражена, средняя его высота — 7—10 см. Общее проективное покрытие травостоя составляет в среднем 50 %. Велика доля накипных лишайников, которые покрывают примерно 20—25 % площади. Доминируют, создавая характерный зеленовато-серый фон, дерновины типчака, обильны *Orostachys spinosa*, *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida* и *Astragalus testiculatus*. Остальные виды встречаются единично. Весенние эфемеры и эфемероиды представлены *Chorispora sibirica*, *Draba nemorosa*, *Gagea fedtschenkoana*, *Androsace maxina*, *A. lactiflora*.

Полынные (Artemisia frigida) каменистые степи

Сообщества на обнажениях пород различного литологического состава приурочены к склонам средней крутизны, как правило южным слабо террасированным.

Основная масса травостоя имеет высоту 20—25 см. Проективное покрытие его не превышает 50 %. Единственным доминантом является *Artemisia frigida*, создающая верхний ярус, расположение растений куртинное. Постоянные виды представлены степными и петрофитными растениями: *Thymus jenisseensis*, *Dracocephalum nutans*, *Sedum hybridum*, *Onosma simplicissima*, *Galium verum*, *Alyssum obovatum*, *Orostachys spinosa*, *Artemisia commutata*, *Poa angustifolia*, *Allium nutans*, *A. strictum*, *Orobanche caesia*, *O. coerulescens*, *Ephedra monosperma*.

Полынно-разнотравные и полынно-ковыльно-разнотравные (Stipa capillata—Artemisia frigida) каменистые степи

Сообщества на обнажениях пород различного литологического состава представлены на южных и юго-восточных склонах с крутизной 30—45°.

Для кустарникового яруса характерны отдельно расположенные кусты *Caragana arborescens*, *Spiraea media*, *S. hypericifolia*. Полидоминантные травяные фитоценозы с неясно выраженной ярусностью, общим проективным покрытием до 60 %. Высота травостоя обычно не превышает 60—70 см. В зависимости от крутизны склона меняются роль и число петрофитов. К постоянным видам можно отнести *Stipa capillata*, *Artemisia frigida*, *A. commutata*, *A. glauca*, *Scutellaria mongolica*, *Thymus jenisseensis*, *Dracocephalum nutans*, *Silene repens*, *Onosma simplicissima*, *Galium verum*, *Oxytropis campanulata*, *Seseli ledebourii*, *Galatella angustissima*. В группу характерных видов входят *Alyssum lenense*, *Orostachys spinosa*, *Poa angustifolia*, *P. ursulensis*, *Agrostis tenuis*, *Allium nutans*, *A. strictum*, *Orobanche caesia*, *O. coerulescens*, *Ephedra monosperma*, *Potentilla argentea*, *P. bifurca*, *P. longifolia*, *Dracocephalum peregrinum*, *Sedum hybridum*, *Artemisia dracunculus*, *Lavatera thuringiaca*, *Eryngium planum*.

2. Петрофитные сообщества

Гибридноочитковые и холоднополынно-гибридноочитковые (Artemisia frigida—Sedum hybridum) петрофитные сообщества

Сообщества характерны для южных склонов с крутизной 40—60° с более или менее террасной структурой, где небольшие террасы чередуются с участками мелкоземисто-щебнистых осыпей.

Общее проективное покрытие травостоя составляет не более 40 %. В гибридноочитковых сообществах единственным доминантом является *Sedum hybridum*, остальные виды необильны либо встречаются единично. Горизонтальная структура фитоценоза обычно пятнисто-мозаичная. В сообществах, где содоминантом является *Artemisia frigida*, куртины полыни располагаются на террасках, а участки осыпей заняты очитком. Группу постоянных видов образуют *Dracocephalum nutans*, *Galium verum*, *Agrostis tenuis*, *Androsace lactiflora*, *Thymus jenisseensis*. *Sedum hybridum* иногда образует вытянутые вниз по склону пятна площадью до 30—40 м с покрытием до 80 %.

Гибридноочитково-мелкотравно-луковые (Allium nutans) и качимово-луково-мелкотравные (Gypsophila patrinii—Allium nutans) петрофитные сообщества

Развиты на южных и юго-восточных склонах с крутизной до 70° со ступенчато-глыбовой структурой скал.

Травостой распределяется более или менее равномерно. Общее проективное покрытие его составляет 20—30 %. В луковых сообществах доминирует *Allium nutans*. Относительно обильны и *Seseli ledebourii*, *Sedum hybridum*, *Dracocephalum peregrinum*, *Scutellaria mongolica*, *Artemisia frigida*. Характерными видами являются *Scabiosa ochroleuca*, *Ephedra monosperma*, *Alyssum obovatum*, *Orostachys spinosa*, *Dianthus versicolor*, *Polygala sibirica*, *Silene repens*, *Artemisia commutata*, *Dendranthema zawadskii*. Для полидоминантных сообществ очень характерны также *Hedysarum gmelinii*, *Alyssum lenense*, *Elytrigia lolioides*, *Galium verum*, *Goniolimon speciosum*, *Vicia nervata*. Накипные лишайники занимают не более 5 % площади фитоценоза, мхи практически отсутствуют.

Луковые (Allium nutans) петрофитные сообщества

Характерны для небольших мелкоземисто-щебнистых осыпей, развитых на склонах средней крутизны преимущественно на обнажениях песчаников.

Общее проективное покрытие травостоя составляет в среднем 40 %. Видовой состав скудный. Единственным доминантом выступает *Allium nutans*. Небольшими яркими пятнами выделяются *Sedum hybridum* и *Thymus jenisseensis*, единично примешиваются *Scutellaria mongolica*, *Dracocephalum nutans*, *Galium verum*, *Isatis costata*, *Rubus caesius*.

3. Кустарниковые сообщества

Кустарниково-разнотравные полидоминантные сообщества

Характерны для террасированных южных склонов с крутизной 30—50°.

Кустарники занимают 10—15 % площади фитоценоза. Среди них доминирует *Caragana arborescens*, содоминирует часто *Spiraea media*, присутствуют *Cotone-*

aster melanocarpus, *Rosa acicularis*, *Lonicera tatarica*, *Spiraea hypericifolia*, *S. chamaedryfolia*. Общее проективное покрытие достигает на террасах 50—55 %, на участках осыпей оно гораздо меньше. Ярусность травостоя выражена слабо, доминанты выделить сложно. Верхний ярус до 70 см выс. образуют *Carduus nutans*, *Asparagus officinalis*, *Aconogonon alpinum*, *Valeriana rossica*, *Gypsophila altissima*. Основная масса травостоя сосредоточена в ярусе до 50 см выс., где наиболее характерны *Chelidonium majus*, *Vicia nervata*, *V. cracca*, *Nepeta pannonica*, *Lavatera thuringiaca*, *Artemisia frigida*, *A. gmelinii*, *A. commutata*, *Silene repens*, *Seseli ledebourii*, *Thalictrum minus*, *Allium nutans*, *A. strictum*, *A. obliquum*, *Euphorbia discolor*, *Elytrigia lolioides*. Виды мелкотравья представлены скудно, их горизонтальная структура носит мозаичный характер.

Караганово-таволговые (Caragana arborescens—Spiraea media) кустарниково-степные сообщества

Сообщества развиты на щебнистых и мелкоземисто-щебнистых осыпях средней крутизны. Отличаются двухъярусной вертикальной структурой и, как правило, мозаичным горизонтальным сложением. Доминируют *Caragana arborescens* и *Spiraea media*. Обычно присутствуют *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana frutex*, *Rosa acicularis*, *Lonicera tatarica*. Куртины кустарников (70—130 см выс.) чередуются с петрофитно-степным травостоем, имеющим гораздо меньшее покрытие, чем у кустарникового полога. К постоянным видам травостоя относятся *Aconitum anthoroideum*, *Melica altissima*, *Vicia cracca*, *Thalictrum minus*, *Dracocephalum nutans*, *Artemisia gmelinii*, *Carex pediformis*, *Allium obliquum*, *Polygonatum odoratum*.

4. Группировки растений на скалах и осыпях

Эстрагоново-разнотравные (Artemisia dracunculus) группировки осыпей

Представлены на щебнистых осыпях с крутизной склона не менее 45°. Общее проективное покрытие составляет не более 20 %. Доминирует *Artemisia dracunculus*, огромные куртины которой более или менее равномерно распределены на склоне и занимают до половины от общей площади покрытия. Содоминантом иногда выступает *Scutellaria mongolica* с куртинным расположением растений. Остальные виды отмечены примерно с равным обилием. В группе постоянных видов те же представители, что и в кустарниково-разнотравных полидоминантных петрофитных сообществах. Характерны также очень сходные спирейно-эстрагоново-разнотравные группировки осыпей, где обильны *Spiraea media* и *S. chamaedryfolia*.

Качимово-холоднополынные (Artemisia frigida—Gypsophila patrinii) скальные группировки

Характерны для отвесных участков скал, где растения селятся в трещинах. Общее проективное покрытие цветковых не превышает 5 %, покрытие лишайниками часто достигает 50 %, мхи (в основном схистидиевые) необильны. Из трав доминирует обычно *Artemisia frigida*, содоминирует *Gypsophila patrinii*, в некоторых группировках *Orostachys spinosa* или *Youngia tenuifolia*. Характерными видами являются *Agropyron cristatum*, *Seseli ledebourii*, *Galium verum*, *Sedum hybridum*, *Alyssum lenense*, *A. obovatum*, *Allium nutans*, *Goniolimon speciosum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические ресурсы Кемеровской области. Л., 1971. 141 с.

Воскресенский С. С. Салаиро-Кузнецкая горная страна // Геоморфология Сибири. М., 1962. С. 214—218.

Колобков М. Н. Кемеровская область // Очерки экономической географии Сибири. Новосибирск, 1950. Вып. 2. С. 59—73.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Лавренко Е. М., *Карамышева З. В.*, *Никулина Р. И.* Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.

Титлянова А. А., *Гаджиев А. М.*, *Королюк А. Ю.* и др. Степи Центральной Азии. Новосибирск, 2002. 299 с.

SUMMARY

The geobotanical characteristics of petrophyte steppe communities, typical of the rocky outcrops in the Tom River valley, are given for the first time.

УДК 581.145 : 581.162 : 634.21 (571.54) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 9

© **Н. Е. Швецова**

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ *ARMENIACA SIBIRICA* (*ROSACEAE*) В ЗАБАЙКАЛЬЕ

N. E. SHVETSOVA. FLOWERING AND POLLINATION BIOLOGY OF *ARMENIACA SIBIRICA* (*ROSACEAE*) IN THE TRANSBAICALIA

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Факс (3012) 430—134
E-mail: bbs@buryatia.ru

Поступила 15.09.2003
Окончательный вариант получен 09.01.2004

Рассмотрены *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. Распускание цветков находится в тесной связи с опылением, нектаровыделением, посещаемостью насекомыми и зависит от факторов внешней среды — температуры и влажности воздуха, силы ветра и др. Установлены оптимальные условия для цветения и опыления. В формировании ксеногамного цветка выявлены гетеропистиллия, возникшая в связи с энтомогамией, и протогиния. Определена жизнеспособность пыльцы.

Ключевые слова: цветение, опыление, нектаровыделение, протогиния, *Armeniaca sibirica* (L.) Lam.

Исследование биологии цветения и опыления реликта неморального комплекса третичного периода *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. представляет теоретический и практический интерес, поскольку этот вид является раннецветущим высокопродуктивным нектароносом, обладает ценными лекарственными и пищевыми свойствами и перспективен для интродукции и селекции сибирских абрикосов. В местах обитания *A. sibirica* проводилось изучение его географии и фитоценологии (Рещиков, 1961; Камелин, 1994), выявлены новые местообитания в Селенгинском среднегорье (Чимитов, Бухарова, 2000), предложены мероприятия по охране редкого вида в бассейне оз. Байкал (Бойков, 1993, 1999). Кроме того, предпринимались попытки исследования экологии опыления редкого кустарника (Швецова, Паррай, 1999), но вопросы, касающиеся биологии цветения, опыления и жизнеспособности пыльцы, до настоящего времени в литературе не освещались.

В задачи исследований по антэкологии *A. sibirica* входили: изучение сроков, интенсивности и продолжительности цветения отдельных особей абрикоса и его популяции в целом, исследование топографии и морфологии нектароносных структур цветка, гинецея, андроцея, способа опыления, жизнеспособности пыльцы при хранении.

Материал и методика

Объектом исследования был выбран сибирский вид с сокращающимся ареалом — абрикос сибирский (*Armeniaca sibirica*, сем. *Rosaceae*) и его ценопопуляции на отрогах Боргойского хр. Работа проводилась в период с 1997 по 2001 г. Характер суточного ритма цветения изучали по общепринятым методикам (Пономарев, 1960, 1970; Kugler, 1970). Предварительно особи кустарников были этикетированы, подсчет вновь распустившихся цветков проводился через каждые 2 ч с момента распускания первого цветка. Влажность и температура воздуха измерялись на уровне цветущих частей растения с помощью аспирационного психрометра Асмана.

Морфологическое строение нектарников изучали на живом материале. Рисунок нектарника выполнен с помощью лупы МБС-2 и рисовального аппарата РА-4. Извлечение нектара проводилось методом смывания (Ливенцева, 1954; Пельменев, Кувалдина, 1973) из 50 цветков в 5-кратной повторности. Содержание сахара в нектаре определялось по обесцвечиванию жидкости Феллинга с использованием фотоэлектрического колориметра КФК-2МР (Вознесенский и др., 1962). Проведено 175 химических анализов.

Изучали особенности опыления (Фегри, ван дер Пейла, 1982). Жизнеспособность пыльцы определяли методом проращивания (Пономарев, 1966) в термостате при температуре 28—35 °С с использованием в качестве питательной среды 5%-го раствора сахарозы и 0.75%-го агара. Просмотр пыльцевых зерен проводили под микроскопом марки Иннамед при 800-кратном увеличении. Пыльцу хранили в стеклянных капсулах с хлористым кальцием при температуре –2—+2 °С. Определение восприимчивости рыльца пестика к пыльце проводилось методом стигматохромии (Robinson, 1924).

Результаты и обсуждение

Абрикос сибирский распространен от Забайкалья на восток через Монголию до Маньчжурии и юга Уссурийского края. Реликтовые абрикосовые сообщества принадлежат к числу редких, сокращающих ареал на территории Забайкалья и Даурии (Дулепова, 1996). Поэтому *Armeniaca sibirica* внесен в список охраняемых растений со статусом 2(V) (Красная..., 2002).

A. sibirica — кустарник или небольшое деревце до 3 м высоты. Цветки бело-розовые, сидячие, обильные, появляются до распускания листьев. Тип цветка — гетерохламидный, обоеполый (Федоров, Артюшенко, 1975). Форма чашечки — цилиндрическая, высота ее с чашелистиками 9.5 ± 0.3 мм, до отгиба последних — 5.5 ± ± 0.2 мм. Тип чашечки — лопастной, диаметр ее в наиболее широкой части 3 мм.

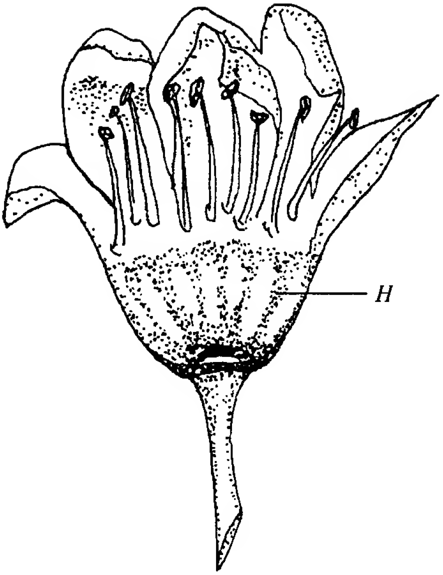


Рис. 1. Морфология цветка *Armeniaca sibirica*.
H — нектарник.

Лопасти чашечки отогнутые с абаксиальной стороны, в основании светло-зеленые, в остальной части темно-красные с зелеными вкраплениями. Поверхность чашечки покрыта редкими, короткими железистыми волосками длиной 0.25—0.3 мм. Верхушка лопастей чашечки по форме — зубчатая, покрыта реснитчатыми волосками.

Цветочная трубка[1] (гипантий) цилиндрическая. В ее основании расположен ярко-желтый с волнистым краем нектарник (рис. 1). Тычинки имеют разную длину (5.5—11 мм). Соединение тычиночной нити с пыльником подвижное. Пыльник 2.2 мм дл., 1.5 мм шир., продолговатый, 2-щельный, желтый по цвету.

Густо опушенный длинными белыми волосками пестик имеет некрупную завязь (1.2—2.7 мм дл.). В ценопопуляции выявлена разнопестичность, когда присутствуют 3 формы цветков, различающихся по расположению тычинок и длине пестиков: короткие (3.5 ± 0.27 м), средние (5 ± 0.25 мм), длинные (10 ± 1.0 мм) и соответственно имеющих разную степень развития завязи. У короткопестичных цветков завязь слабо выражена и визуально определяется по опушению. Чем длиннее пестик, тем длиннее его завязь. Максимальные размеры завязи (длина 4.3 и ширина 2.0 мм) обнаружены у цветков, имеющих длину пестика около 16.5 мм. При этом не выявлено связи разнопестичности цветков со сроками их зацветания. Независимо от длины пестиков цветки начинают распускаться одновременно.

По мнению А. Н. Пономарева и Е. И. Демьяновой (1980), гетеростилия предотвращает самоопыление вследствие самонесовместимости — отсутствия прорастания пыльцы на рыльце пестика. По нашим наблюдениям за цветками *A. sibirica*, разнопестичность, или гетеропистиллия (термин предложен нами), имеет ту же особенность при опылении рыльца пестика, что и разностолбчатость. Вначале разнопестичность нами была принята за тристилию (Швецова, Паррай, 1999). Последующее изучение показало, что в отличие от разностолбчатости разнопестичность характеризуется пропорциональным развитием всех частей пестика.

Чашечка и венчик цветка 5-членные, диаметр цветка в раскрытом состоянии 2.2—2.3 см. Лепестки околоцветника с ноготком, белые, реже розовые. Размеры лепестков следующие: длина — 10.4 ± 0.8 мм, ширина — 8.4 ± 0.5 мм. Клиновидный ноготок слабо выражен, длина его — 0.4 мм, ширина в основании — 0.6 мм. В нижней части лепестка, практически на ноготке, присутствует пятно фиолетового цвета. Различного рода пятна на лепестках являются указателями нектара (Kugler, 1955, 1970). Нектар образуется небольшой каплей вокруг завязи.

Исследование сезонной ритмики цветения абрикоса сибирского показало, что первыми зацветают особи на верхней половине южных склонов и на скальных

---

[1] Этот термин (Jakson, 1934; Parkin, 1955; Карташова, 1965; Тахтаджян, 1987), предложенный вместо «гипантия», будет употребляться в работе и дальше.

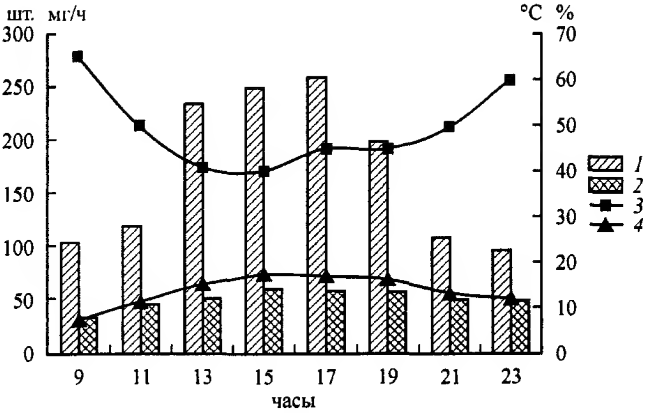


Рис. 2. Суточная динамика цветения и нектаровыделения *Armeniaca sibirica*.

1 — число распустившихся цветков, шт.; *2* — нектаропродуктивность, мг/ч; *3* — влажность воздуха, %; *4* — температура, °C.

обнажениях, защищенных от ветров, на которых воздух у поверхности почвы раньше прогревается до высокой температуры 25—30 °C. По этой причине сначала цветет нижняя часть кроны. Особи *A. sibirica* в средней части хребтов зацветают на 5—6 дней позже. Следующими начинают цвести особи популяций нижних частей склонов, последними зацветают особи под пологом соснового леса. Цветение абрикоса сибирского продолжается с 25 апреля—2 мая по 12—20 мая. Вначале темпы распускания цветков невысокие, в дальнейшем быстро увеличиваются и к 3—7 мая достигают максимума. В это время на каждой особи распускается в среднем до 180 ± 30 цветков. Активное цветение длится 10 ± 2 дн., на протяжении которых распускается 85 % цветков от общего числа их в популяции. С 8—9 мая отмечается спад в распускании цветков до 10—15 на одну особь (рис. 2). Число цветков особи колеблется от 300 до 1200 (максимально 4000). На характер распускания цветков оказывают влияние температура и влажность воздуха. Для иллюстрации приводим данные наблюдений в абрикоснике типчаково-полынном 1—2 мая 1999—2000 гг.

Суточная ритмика цветения нами рассматривается с позиции приспособления растений к опылению. Распускание цветков абрикоса начинается при температуре воздуха +7 °C и относительной влажности воздуха 65 % с 8—9 ч. Максимум распускания цветков (260 ± 22 цветков на особь) в этом сообществе приходится на 15—17 ч, в условиях самой высокой температуры воздуха за день 17.2 °C и относительной влажности воздуха 40—45 % (рис. 2). Следует отметить, что на распускание цветков, кроме температуры и влажности воздуха, большое влияние оказывает ветер. Наблюдения, проведенные при усилении ветра до 10—15 м/с, показали, что дневная температура воздуха при этом падает на 1—2 °C и соответственно этому снижаются темпы распускания цветков почти в 2.5 раза (до 98.0 ± 10 цветков на особь). Для абрикоса характерен дневной (8—20 ч) тип распускания цветков (рис. 2). Максимум распускания цветков наблюдается во второй половине дня и совпадает с наибольшей температурой воздуха. Это время также благоприятно для переопыления. Поэтому в этот момент отмечается высокая степень насыщенности абрикосового сообщества насекомыми. Цветки энтомофилов обычно распускаются в то время суток, когда имеются опыляющие их насекомые (Шамурин, 1958). Так, только на одной особи абрикоса сибирского зафиксировано до 25 работающих пчел.

В ночное время лепестки не закрываются и цветки не распускаются. Низкие ночные положительные температуры 1—6 °С не способствуют раскрытию цветков.

Одновременно с наблюдениями за распускаемостью цветков велось изучение нектаровыделения. Оно начинается при 11 °С. Содержание сахара в нектаре в это время небольшое — около 39 мг/100 цветков. С нарастанием температуры (17—18 °С) нектаровыделение усиливается — 60 мг/100 цветков. По исследованиям Ф. М. Кулиева (1952), количество нектара возрастает вместе с повышением температуры, но до известного предела: примерно до 25—30 °С. Нектаропродуктивность абрикоса сибирского в течение дневного времени не имела резких подъемов и спадов. Показатели нектарной продуктивности *A. sibirica* являются средними в сравнении с другими древесными нектароносными растениями сем. *Rosaceae*. Так, один цветок *Padus avium* Miller выделяет 0.15 мг, *Crataegus sanguinea* Pallas — 0.73 мг, *Malus baccata* (L.) Borkh. — 1.27 мг сахара в нектаре.

Оптимальной температурой для интенсивной секреции нектара и распускания цветков является 17—18 °С при относительной — влажности воздуха 41—51 % (рис. 2).

В развитии цветка *A. sibirica* выделены 4 фазы: I — бутона, II — пестичная, III — тычиночная, IV — усыхания цветка.

Фаза I разделена на 4 подфазы: $Б_1$ — плотного, $Б_2$ — рыхлого, $Б_3$ — полураскрытого, $Б_4$ — раскрытого бутона.

Фаза I. $Б_1$ — время наблюдений 8—10 ч — бутон плотно сжат, лепестки венчика скрыты под темно-бурыми чашелистиками, размеры бутона 5—7 мм в дл., 3—4 мм в шир.

$Б_2$ — 10 ч 30 мин—13 ч 30 мин — бутон на протяжении 3 ч постепенно увеличивается в объеме, освобождается от чашелистиков, у него становятся заметными бело-розовые кончики лепестков; размеры бутона увеличиваются до 9—10 мм в дл., 5—5.5 мм в шир.

$Б_3$ — к 14 ч бело-розовые цветки полураскрыты, появляются нити тычинок, в короткопестичных цветках пестики по размерам достигают середины цветочной трубки, в среднепестичных они не выходят за край цветочной трубки, в длиннопестичных пестики превышают ее на 1.2 мм.

$Б_4$ — дневная температура к 14—15 ч нарастает, достигает максимальной величины (17.8 °С); практически на протяжении получаса лепестки венчиков отгибаются полностью, тычиночные нити в цветках распрямляются, но не все одновременно, из 17 тычинок (низкого уровня) полностью выпрямляются лишь 9. Пыльники, имеющие форму боба, еще плотно прижаты к тычиночной нити. Фаза бутона длится 7 ч.

Фаза II — как только оставшиеся тычиночные нити распрямляются, пыльники над нитью приподнимаются, происходит созревание пыльцы. Пыльники не пылят. Однако рыльца пестиков уже готовы к приему пыльцы. Для цветков абрикоса сибирского характерна протогиния — раннее созревание рыльцев пестика при еще не вскрывшихся пыльниках. Эксперимент с окрашиванием рыльцев пестиков 0.1%-м раствором марганцево-кислого калия показал, что интенсивность окраски рыльцев меняется от светло- до темно-коричневого цвета и зависит от степени готовности их воспринимать пыльцу. Контуры рыльца пестиков окрашиваются в коричневый цвет уже в процессе раскрытия бутонов, что указывает на готовность рыльца к приему пыльцы. Появление пыльцы на рыльце пестика отмечается через 7—9.5 ч с момента наблюдений во время раскрытия лепестков венчика и, как правило, в период активной деятельности насекомых.

Фаза III — на протяжении того же дня нити тычинок (низкий уровень) удлиняются, постепенно в этот процесс включаются тычинки других уровней (среднего, высокого). На удлиненных тычиночных нитях пыльники растрескиваются по шву, образуя щель, из которой высыпается желтая по цвету и эллипсоидная по форме пыльца. Первыми пылят пыльники низкого уровня, затем среднего и, наконец, верхнего. Пыление отдельного цветка длится на протяжении 36—40 ч.

Эксперименты по определению способа опыления показали, что цветки *A. sibirica* носят явно энтомогамный характер и опыляются перекрестно. Как утверждают Р. Френкель и Э. Галун (1982), пыльца из пыльников, занимающих соответствующий уровень в цветке, совместима только с тем пестиком, рыльце которого расположено на том же самом уровне. Разновременность в созревании тычинок и пестиков, а также структурные различия цветков внутри одного и того же вида связаны, в первую очередь, с энтомофилией. Основными переносчиками пыльцы являются насекомые из отряда *Hymenoptera* (Перепончатокрылые): *Vespula* Th. — Осы, *Apis mellifera* L. — пчелы, *Bombus* Latr. — шмели, *Formica* L. — муравьи. Не исключено, что опыление осуществляют и жуки (*Caleoptera*) из сем. *Meloidae* (Нарывники), встречающиеся в цветках абрикоса сибирского.

В вечерние часы пыление снижается. В среднем пылят 1—2 пыльника на цветок, чаще с низкого уровня. В этом состоянии цветок уходит в ночь. На протяжении второго дня отмечается последовательное пыление пыльников с других уровней. Отпылившие в первый день наблюдений пыльники усыхают, судя по сморщенным текам и изменению окраски пыльников от желтого до коричневого.

Фаза IV — на четвертый день оставшиеся пыльники в цветке высыпают пыльцу и усыхают. Лепестки венчика в течение 15—18 ч сморщиваются и опадают. Цветение одного цветка длится 4 ± 0.25 сут. Таким образом, у *A. sibirica* обнаруживается хорошо выраженная протогиния цветков с большим интервалом между концом женской фазы и началом пыления пыльников.

Автогамия в цветках абрикоса сибирского исключена: во-первых, рыльца и пыльники достаточно удалены друг от друга и не приходят в контакт из-за различий в длине тычиночных нитей и расположения их на разных уровнях, во-вторых, из-за самонесовместимости — отсутствия прорастания пыльцы на рыльце при самоопылении. Перенос пыльцы на рыльце осуществляется при помощи насекомых: изоляция бутонов марлевыми мешками предотвращает завязывание плодов. Кастрация цветков и последующее искусственное опыление 35 цветков показали, что наилучшая восприимчивость рыльца наблюдается в день раскрытия цветка, при этом завязывалось максимальное количество плодов.

Итак, для абрикоса сибирского характерно перекрестное опыление посредством биотических опылителей, цветки его протогиничные.

Для целей селекции *A. sibirica* была определена жизнеспособность пыльцы — методом проращивания. Оказалось, что в первые минуты вскрытия пыльников ее жизнеспособность достигала 95 %, по истечении 24 ч хранения снизилась на 5—10 %, через 48 ч — на 15 %. Пыльцевые трубки удлинялись до 700 ± 69 мкм. Некоторые из них кустились, принимая различные направления. Хранение пыльцы при пониженных температурах (+2 — –2 °С) в стеклянных капсулах с хлористым кальцием позволяет сохранить на 50 % жизнеспособность пыльцы в течение 6—10 мес.

Выводы

1. Реликтовый кустарник *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. по экологии и биологии цветения и опыления, наличию нектароносных структур и биотических опылителей является типичным энтомофилом.

2. Ярко-желтые нектарники флоральные, располагаются на дне цветочной трубки и ее стенках.

3. В строении цветка отмечены следующие черты: тычиночные нити имеют неодинаковую длину и размещены на разных уровнях, высота пестиков разных цветков колеблется от 3.5 до 16.5 мм, характерно явление гетеропистилии, которое предотвращает самоопыление и служит приспособлением для перекрестного опыления.

4. Цветение наблюдается рано весной и длится 18—20 дней. Суточная ритмика цветения зависит от метеорологических условий — температуры и влажности воздуха. Максимум распускания цветков совпадает с максимальной температурой воздуха за день и наибольшим числом опылителей.

5. Формирование цветка от бутона до его усыхания длится 4 сут. Цветки протогиничные, что способствует перекрестному опылению в абрикосовом сообществе. Высыпание пыльцы длится до 40 ч. Основными переносчиками пыльцы являются насекомые из отряда *Hymenoptera*.

6. Жизнеспособность пыльцы в первые моменты вскрытия пыльников высокая (95 %). Хранение пыльцы при пониженных температурах поддерживает ее жизнеспособность (50 %) в течение 6—10 мес.

7. *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. — перспективный вид для введения в культуру как высокодекоративный, ранневесеннецветущий кустарник с довольно высокой нектаропродуктивностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бойков Т. Г. Охрана редких растений бассейна оз. Байкал. Улан-Удэ, 1993. 20 с.

Бойков Т. Г. Редкие растения и фитоценозы Забайкалья: Биология, эколого-географические аспекты и охрана. Новосибирск, 1999. 265 с.

Вознесенский В. Л., Горбачева Г. И., Штанько П., Филиппова Л. А. Определение сахаров по обесцвечиванию жидкости Феллинга // Физиология растений. 1962. Т. 9. № 2. С. 255—256.

Дулепова Б. И. Растительный покров Восточного Забайкалья. Чита, 1996. 160 с.

Камелин Р. В. География и фитоценология *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. // Раст. ресурсы. 1994. Т. 30. № 1—2. С. 3—26.

Карташова Н. Н. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск, 1965. 191 с.

Клименкова Е. Т., Кушнир Л. Г., Бачило Ф. И. Медоносы и медосбор. Минск, 1981. 279 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск, 2002. 340 с.

Кулиев А. М. Задачи изучения медоносных и перганосных растений. М.; Л., 1952. 303 с.

Ливенцева Е. К. О методике определения нектаропродуктивности // Пчеловодство. 1954. № 11. С. 33—39.

Пельменев В. К., Кувалдина А. И. К методике определения нектаропродуктивности // Бджільництво. 1973. № 9. С. 55—62.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9—19.

Пономарев А. Н. К методике проращивания пыльцы злаков на искусственных средах // Учен. зап. Перм. гос. ун-та. 1966. Т. 130. С. 61—70.

Пономарев А. Н. О постановке и направлениях антэкологических исследований // Учен. зап. Перм. гос. ун-та. 1970. Вып. 206. С. 3—10.

Пономарев А. Н., Демьянова Е. И. Типы и способы опыления // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 55—74.

Рещиков М. А. Степи Западного Забайкалья. М., 1961. 174 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Фегри К., ван дер Пейл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 337 с.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975. 349 с.

Френкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножение и селекция растений. М., 1982. 383 с.

Чимитов Д. Г., Бухарова Е. В. О новых находках *Armeniaca sibirica* в Селенгинском Среднегорье // Экология Южной Сибири. Абакан, 2000. Т. 1. С. 107—108.

Шамурин В. Ф. Суточная ритмика и экология некоторых степных растений // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 4. С. 548—557.

Швецова Н. Е., Паррай Н. В. Антэкология редкого кустарника *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. в условиях Забайкалья // Репродуктивная биология редких исчезающих видов растений. Тез. докл. Всерос. научн. конф. (21—24 июня 1999 г.). Сыктывкар, 1999. С. 24—25.

Jackson S. E. The morphology of the flowers of *Rosa* and certain closely related genera // Am. J. Bot. 1934. Vol. 21. P. 112—118.

Kugler B. W. Ekologie die Blüten. Stuttgart, 1970. 303 p.

Parkin J. A plea for a simpler gynoecium // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. N 1. P. 43—58.

Robinshon J. Die Färbungsreaktion der Narbe. Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungs—Methode // Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Mathem-naturwiss. Kl. 1. 1924. Bd 135. H. 6. S. 133—135.

SUMMARY

The problems of mutual relations of the flower of *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. and its environment are considered. Opening of the flowers is closely related to pollination, exudation of nectar and attendance by insects, and depends on meteorological factors, namely air temperature and humidity, wind force etc. The optimal conditions for flowering and pollination are determined. In development of a xenogamous flower, heteropistilly, connected with enthomogamy, and protogyny are revealed. The viability of pollen is determined.

УДК 582.475.2/.4 : [581.192 : 581.144] Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 9

© **В. Б. Придача, Т. А. Сазонова**

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ И СООТНОШЕНИЯ АЗОТА, ФОСФОРА И КАЛИЯ В ОРГАНАХ *PINUS SYLVESTRIS* И *PICEA ABIES* (*PINACEAE*)

V. B. PRIDACHA, T. A. SAZONOVA. AGE CHANGES AND RATIO OF NITROGEN, PHOSPHORUS AND POTASSIUM CONTENTS IN THE ORGANS OF *PINUS SYLVESTRIS* AND *PICEA ABIES* (*PINACEAE*)

Институт леса КарНЦ РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: pridacha@krc.karelia.ru
Поступила 15.07.2003
Окончательный вариант получен 09.01.2004

Изучена динамика содержания и соотношения N : P : K в онтогенезе в разных органах деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst., произрастающих в среднетаежном сосняке черничном и ельнике черничном. Содержание и соотношение макроэлементов в почке, однолетней и двухлетней хвое сосны и ели различаются и отражают закономерную временную изменчивость, которая реализуется в виде сезонных ритмов. Исследованные показатели не зависят от возраста дерева. В зависимости от внешних условий все абсолютные значения содержания элементов и диапазон варьирования выше у ели по сравнению с сосной. В течение года содержание элементов варьирует в большей степени, чем их соотношение.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., почки, хвоя, содержание и соотношение NPK, онтогенез.

Древесные растения обладают большими возможностями изменения содержания азотных, фосфорсодержащих веществ и калия в органах и тканях и их перераспределения в соответствии с потребностями растительного организма в течение вегетационного сезона (Судачкова, 1977; Новицкая, Чикина, 1980; Габукова, 1989; Чернобровкина, 2001, и др.). Хорошо известно, что потребление минеральных веществ древесными растениями изменяется с возрастом (Казарян, 1969) и зависит от условий среды (Орлов, Кошельков, 1971; Веретенников, 1987, и др.). Видовые различия в содержании N, P, K между органами древесных растений обусловлены разной избирательной способностью к поглощению питательных элементов (Лавриченко, Журбицкий, 1976; Веретенников, 1987, и др.). Однако большие экологические различия, разные адаптивные и поведенческие стратегии отдельных видов приводят к предположению о существовании у них различий не только в поглощении, но и в гомеостатических показателях минерального питания (Лавриченко, Журбицкий, 1976; Бабурин, 1980; Вахмистров и др., 1986), к которым относится соотношение основных элементов минерального питания N : P : K. Данные по соотношению N : P : K у хвойных древесных растений в зависимости от органа, прохождения сезонных фаз развития и этапа онтогенеза немногочисленны, и они не позволяют провести сравнительную оценку различных видов.

Целью настоящей работы явилось выявление закономерностей изменения содержания и соотношения N : P : K в органах деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и ели европейской (*Picea abies*) разного возраста в течение вегетационного периода.

Материал и методика

Исследование проводили на территории ботанического сада Петрозаводского государственного университета (ПетрГУ) в среднетаежной подзоне южной Карелии. Объектами исследования служили деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) 10-, 30- и 120-летнего возраста, произрастающие в сосняке черничном, и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) 10-, 50- и 150-летнего возраста — в ельнике черничном.

Исследуемый сосняк черничный сформирован на железисто-гумусовом подзоле. Состав древостоя 10С, III класс бонитета, средний возраст деревьев 150 лет, средняя высота 26—27 м, диаметр ствола 30—31 см. Подрост редкий, средняя высота 1.5—2.0 м в возрасте 15—40 лет. Ельник черничный произрастает на иллювиально-гумусово-железистом подзоле. Состав древостоя 10Е, III класс бонитета, средний возраст деревьев 150 лет, средняя высота 24—25 м, диаметр ствола 29—30 см. Средняя высота подроста 1.5—2.0 м, средний возраст 10—30 лет.

Отбор образцов на пробных площадях проводили в соответствии с фенологическим развитием сосны и ели. Образцы хвои и почек отбирали с верхней трети кроны дерева, сортировали по возрастным фракциям, фиксировали текучим паром. Каждую возрастную категорию характеризовали пятью деревьями. Образцы хвои и почек отбирали и анализировали отдельно для каждого дерева.

Химический анализ проводили в лаборатории физиологии и цитологии древесных растений и аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра Российской академии наук (КарНЦ РАН). Содержание азота (N), фосфора (P), калия (K) в растительных образцах определяли в одной пробе после мокрого озоления (Методическое..., 1990). Точность определения азота, фосфора и калия — 10, 5 и 5 % соответственно. Повторность проб 3-кратная.

Данные на графиках представляют средние арифметические значения, полученные из 5 биологических повторностей опыта. Для обработки экспериментальных данных использовали дисперсионный анализ. Достоверность полученного результата оценивали с помощью критерия Фишера с учетом объема сравниваемых совокупностей и порога доверительной вероятности 0.95. Разность между двумя соотношениями N : P : K выражали как $\Delta_\Sigma = \sqrt{\Delta_N^2 + \Delta_P^2 + \Delta_K^2}$ (Вахмистров и др., 1986).

Результаты и обсуждение

Почки. В почках сосны при переходе от состояния покоя (февраль) к началу роста (апрель—май) происходило увеличение содержания азота, фосфора и калия, которое сохранялось на высоком уровне в течение всего периода их интенсивного роста (июнь) (рис. 1). Увеличение содержания N, P, K с февраля по июнь для деревьев разного возраста составило соответственно 63—75, 55—131 и 119—166 %. В июле начавшаяся дифференциация хвои привела к уменьшению исследуемого

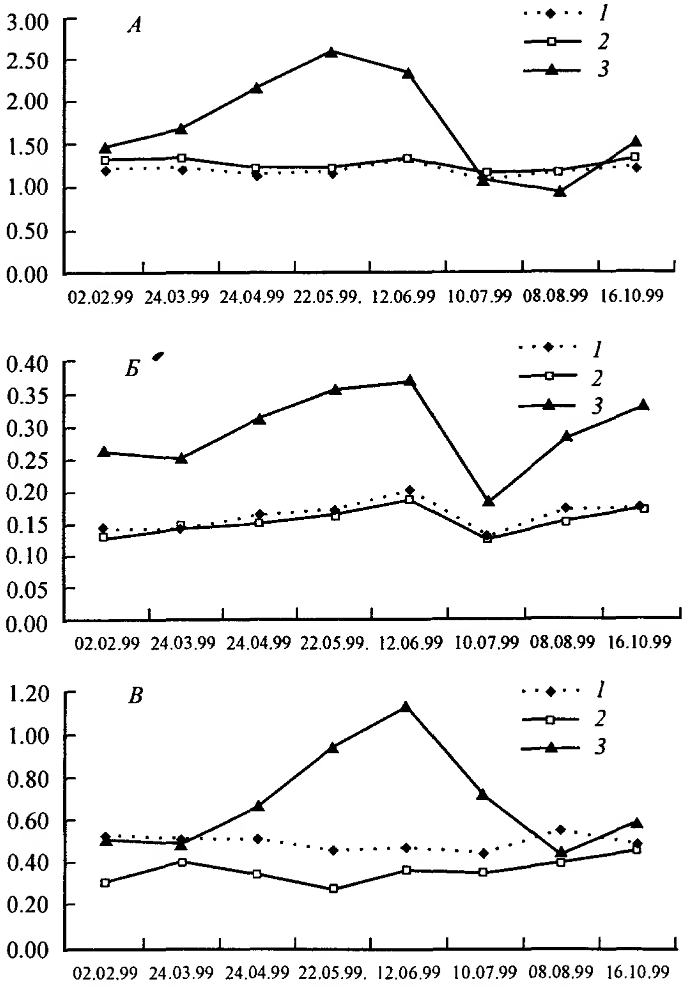


Рис. 1. Сезонная динамика содержания азота (*А*), фосфора (*Б*), калия (*В*) в почках, однолетней и двухлетней хвое 30-летних деревьев сосны.

1 — хвоя 1-го года, *2* — хвоя 2-го года, *3* — почки. По оси ординат — содержание, %; по оси абсцисс — даты.

Оценка влияния возраста деревьев на содержание азота, фосфора, калия и их долей в соотношении N : P : K в почке, однолетней и двухлетней хвое сосны и ели

Показатель	Почка		Однолетняя хвоя		Двухлетняя хвоя	
	$F_{\text{Ф}}^{*}$	P^{*}	$F_{\text{Ф}}$	P	$F_{\text{Ф}}$	P
			Pinus sylvestris			
Азот	0.12	0.97	0.21	0.81	0.79	0.47
Фосфор	0.60	0.56	0.11	0.90	0.10	0.99
Калий	0.36	0.71	0.79	0.47	0.43	0.66
Доля N	0.97	0.60	0.71	0.50	0.96	0.43
Доля P	0.73	0.51	0.67	0.53	0.31	0.74
Доля K	0.66	0.54	0.98	0.61	0.96	0.43
			Picea abies			
Азот	0.16	0.94	0.36	0.71	0.22	0.98
Фосфор	0.12	0.89	2.04	0.19	1.36	0.28
Калий	0.10	0.99	0.48	0.63	0.96	0.43
Доля N	0.10	0.99	1.01	0.38	2.04	0.19
Доля P	0.07	0.93	0.98	0.61	1.14	0.34
Доля K	0.10	0.99	1.54	0.27	0.96	0.43

Примечание. $F_{\text{Ф}}^{*}$ — критерий Фишера эмпирический, P^{*} — доверительная вероятность, F_{st} — критерий Фишера табличный, во всех случаях равен 3.47.

показателя для N, P, K на 45—58, 22—51 и 30—40 % соответственно. При подготовке к глубокому покою (октябрь) во вновь образующихся почках содержание всех элементов увеличилось. Сопоставление содержания макроэлементов в почках в течение вегетации у деревьев разного возраста с использованием критерия Фишера показало отсутствие достоверно значимых различий между ними (см. таблицу). Незначительные различия отмечаются по диапазону варьирования при увеличении возраста дерева. Так, например, в течение вегетации в почках 120-летних деревьев сосны диапазон варьирования содержания азота и калия соответственно на 20 и 10 % меньше, чем у 10-летних. Различий в содержании фосфора в почках деревьев сосны разного возраста не обнаружено.

В почках ели, так же как и сосны, переход от состояния покоя к началу роста сопровождался увеличением содержания азота, фосфора и калия, которые сохранялись на высоком уровне в течение всего периода интенсивного роста (рис. 2). Так, например, с февраля по июнь содержание азота, фосфора и калия для деревьев разного возраста увеличивалось на 118—209, 124—230 и 216—347 %, а в июле — уменьшилось на 47—63, 21—35 и 35—47 % соответственно. Но в отличие от сосны при переходе к глубокому покою (октябрь) отмечается не увеличение, а еще большее уменьшение содержания макроэлементов, особенно калия. Подобная динамика сохранялась для деревьев ели разного возраста, так же как и для сосны, а диапазон варьирования содержания элементов незначительно отличался. Так, например, в течение вегетации в почках 150-летних деревьев ели содержание азота, фосфора и калия изменялось соответственно на 19, 43 и 15 % меньше, чем у 10-летних.

Если содержание основных элементов минерального питания в почках сосны значительно увеличивается в начале вегетации, то соотношение N : P : K в этот период практически не изменяется (рис. 3). В последующий период вегетации и вплоть до окончания формообразовательных процессов как содержание, так и соотношение N : P : K разнонаправленно изменяются. В целом изменение соотноше-

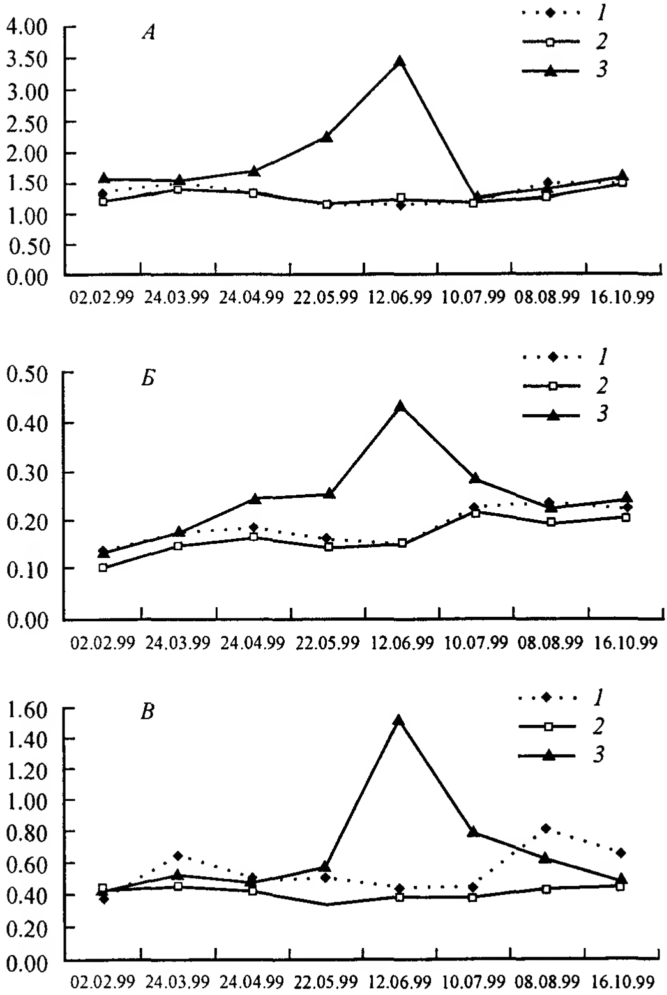


Рис. 2. Сезонная динамика содержания азота (*А*), фосфора (*Б*), калия (*В*) в почках, однолетней и двухлетней хвое деревьев ели 50-летнего возраста.

1 — хвоя 1-го года, *2* — хвоя 2-го года, *3* — почки. По оси ординат — содержание, %; по оси абсцисс — даты.

ния N : P : K в почках было значительно меньшим (10—20 %), чем изменение их абсолютного содержания. Подобное изменение соотношения N : P : K в почках сохранялось для всех деревьев сосны. С возрастом дерева диапазон варьирования доли элемента в соотношении N : P : K изменился незначительно и составил для деревьев сосны возраста 10, 30 и 120 лет соответственно (55—70) : (9—16) : (20—36), (57—70) : (8—14) : (18—34) и (60—73) : (8—13) : (19—27) %.

Соотношение N : P : K в почках ели в отличие от сосны в течение вегетации изменяется (рис. 4). В период роста (май—июнь) происходят уменьшение доли азота от 75 до 61 и увеличение доли калия от 18 до 32 %. Определенных изменений доли фосфора в этот период не выявлено. В октябре по окончании ростовых процессов в почках ели происходят увеличение доли азота и уменьшение доли калия. Доля фосфора не изменяется. Изменение соотношения N : P : K в целом за вегетацию составило 5—24 %. Общий характер изменения не зависел от возраста

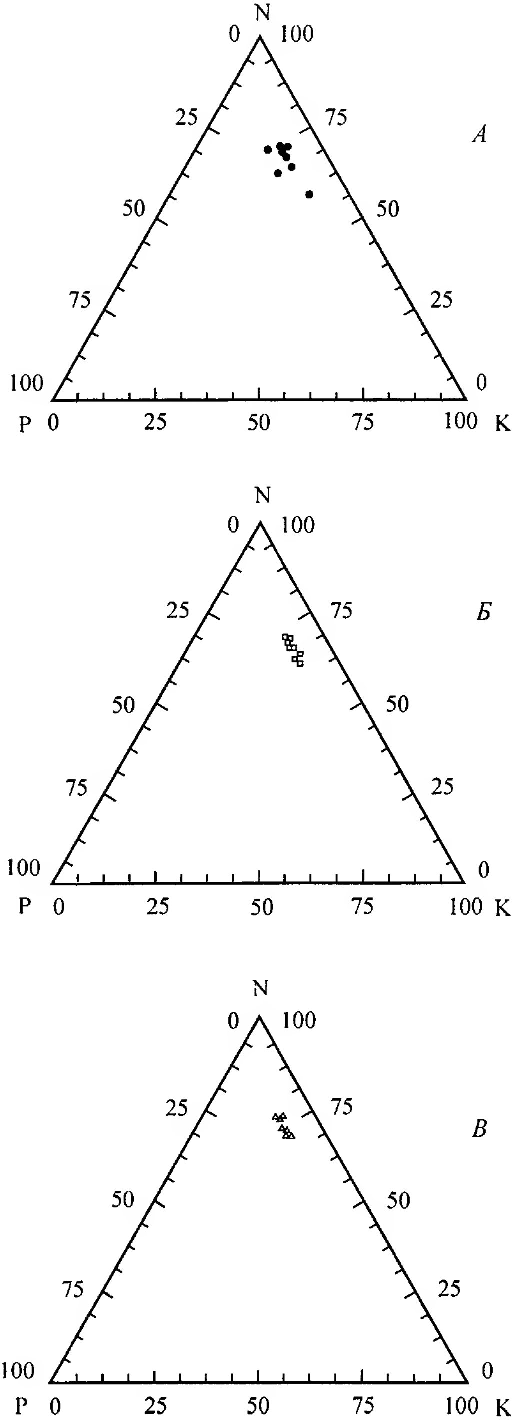


Рис. 3. Сезонная динамика соотношения N : P : K в почках (*А*), однолетней (*Б*) и двухлетней (*В*) хвое деревьев сосны 30-летнего возраста.

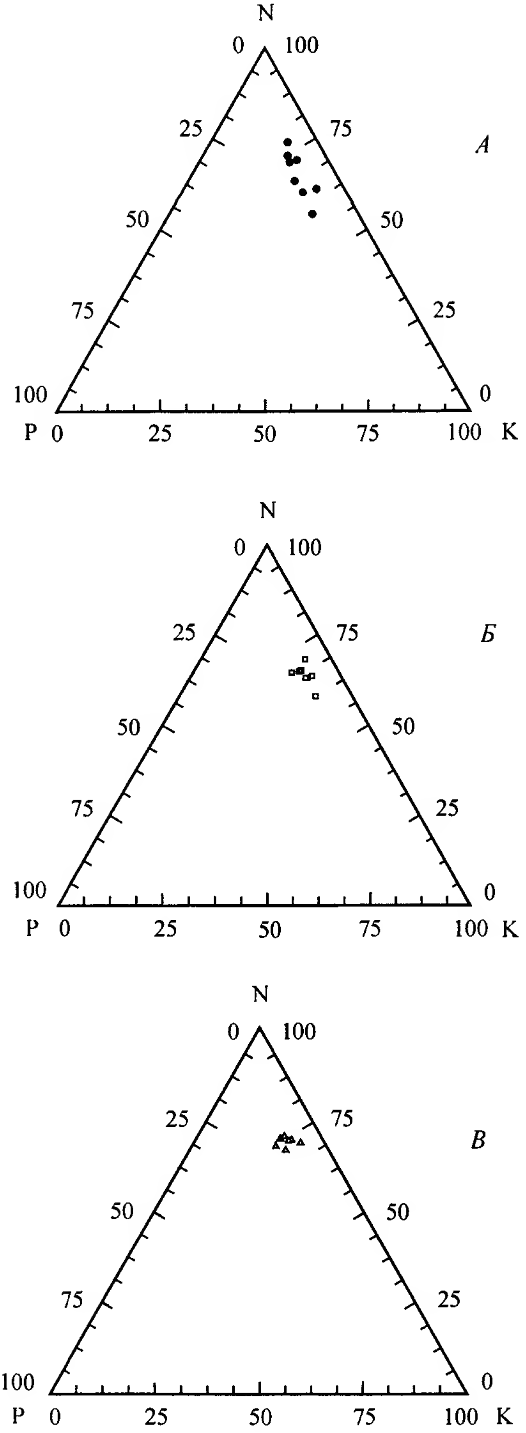


Рис. 4. Сезонная динамика соотношения N : P : K в почках (*А*), однолетней (*Б*) и двухлетней (*В*) хвое деревьев ели 50-летнего возраста.

дерева ели. Диапазон варьирования долей элементов в соотношении N : P : K с возрастом дерева изменился незначительно и составил для деревьев ели возраста 10, 50 и 150 лет соответственно (54—74) : (6—12) : (19—34), (60—75) : (7—11) : (18—29) и (55—74) : (7—11) : (18—34) %.

Однолетняя хвоя. В однолетней хвое сосны в течение вегетации содержание азота значительно увеличивалось дважды: в период интенсивной ростовой активности (июнь) и после ее окончания — в октябре, а в середине сезона (июль) — уменьшалось. Содержание калия увеличилось в период окончания роста (август). Анализ содержания фосфора в течение года четких изменений не обнаружил. Для деревьев сосны разного возраста подобные изменения содержания N, P, K сохранялись. С возрастом дерева изменялся диапазон варьирования элементов. Так, например, в течение года в однолетней хвое 120-летних деревьев сосны содержание азота варьировало на 58 % меньше, а калия — на 33 % больше, чем у 10-летних сосен. Содержание фосфора в однолетней хвое деревьев сосны разного возраста было одинаковым.

В однолетней хвое ели в отличие от сосны в период с марта по июнь содержание азота и калия уменьшилось. Определенных изменений содержания фосфора в этот период не выявлено. После завершения роста хвои в длину (июль) увеличилось содержание азота, а позднее (август) — калия. При подготовке к глубокому покою отмечаются увеличение содержания азота и фосфора и уменьшение калия. Характер изменения не зависел от возраста дерева. Незначительные различия отмечали по диапазону варьирования при увеличении возраста дерева. Так, например, в течение года в однолетней хвое 150-летних деревьев ели содержание азота изменилось на 20 % меньше, чем у ели 10-летних. Диапазон варьирования содержания фосфора и калия в однолетней хвое деревьев ели разного возраста был одинаков.

Изменения в соотношении N : P : K в однолетней хвое сосны отмечались во все периоды вегетации. В период активного роста (апрель—июнь) происходили увеличение доли азота от 62 до 71 % и уменьшение доли калия от 29 до 21 %. В августе в однолетней хвое сосны доля азота уменьшилась и калия увеличилась. Анализ доли фосфора в течение года четких изменений не обнаружил. В целом за вегетацию изменение соотношения N : P : K составило 6—13 %. Подобное изменение соотношения элементов питания в однолетней хвое сохранялось для деревьев сосны разного возраста. Диапазон варьирования долей элементов в соотношении N : P : K в однолетней хвое составил для деревьев сосны возраста 10, 30 и 120 лет соответственно (59—70) : (7—9) : (21—32), (62—71) : (8—10) : (21—29) и (61—68) : (8—10) : (23—30) %.

В отличие от содержания соотношение N : P : K в однолетней хвое ели при переходе от ранневесеннего к летнему состоянию не изменилось. В августе отмечали уменьшение доли азота от 69 до 54 % и увеличение доли калия от 20 до 36 %. Доля фосфора не изменилась. Изменение соотношения N : P : K в целом за вегетацию составило 7—15 %. Диапазон варьирования соотношения N : P : K в однолетней хвое с возрастом дерева изменился незначительно и составил для деревьев ели возраста 10, 50 и 150 лет соответственно (59—68) : (7—12) : (23—32), (54—69) : (9—11) : (20—35) и (55—65) : (7—10) : (26—33) %.

Двухлетняя хвоя. Изучение сезонной динамики макроэлементов в двухлетней хвое сосны показало, что содержание азота увеличилось дважды: в период активной вегетации (июнь) и по окончании ростовых процессов (в октябре), а уменьшилось в июле. При переходе в состояние глубокого покоя отмечается также увеличение содержания калия. С возрастом дерева характер изменений сохранялся, а диапазон варьирования элементов изменялся незначительно. Так, в течение вегетации в двухлетней хвое 120-летних деревьев сосны содержание азота изменилось на 26 % меньше, чем у 10-летних. Различий в содержании фосфора и калия в двухлетней хвое деревьев сосны разного возраста не обнаружено.

В двухлетней хвое ели в отличие от сосны, так же как и в однолетней, в период с марта по июнь содержание азота и калия уменьшалось. В июле по мере завершения роста хвои в длину увеличилось содержание азота, в августе — калия. В октябре по окончании ростовых процессов увеличилось содержание азота и уменьшилось калия. Определенных изменений содержания фосфора в течение года не выявлено. Для деревьев ели разных лет жизни подобная динамика содержания N и K сохранялась. Различия отмечаются по диапазону варьирования при увеличении возраста дерева. Так, в течение года в двухлетней хвое 150-летних деревьев ели содержание калия изменилось на 65 % больше, чем у 10-летних. Содержание азота и фосфора в двухлетней хвое деревьев ели разного возраста было одинаково.

В отличие от содержания основных элементов минерального питания их соотношение (N : P : K) в двухлетней хвое сосны в течение всего периода наблюдений изменилось незначительно (1—6 %) и в среднем составило 72 : 9 : 19. Соотношение N : P : K в двухлетней хвое ели, так же как и сосны, в течение вегетации изменилось незначительно (1—3 %) и в среднем составило 67 : 9 : 24. С возрастом дерева, как сосны, так и ели, диапазон варьирования долей элементов в соотношении N : P : K не изменился.

Таким образом, содержание и соотношение N : P : K в хвое и почках сосны обыкновенной и ели европейской в течение вегетационного периода закономерно изменяются. Наибольшей вариабельностью исследуемых показателей отличаются почки как сосны, так и ели. Для хвои исследованных видов следует отметить общую тенденцию уменьшения содержания элементов в летний период и его увеличение при переходе растения к состоянию зимнего покоя и в ранневесенний период года. В зависимости от внешних условий все абсолютные значения содержания элементов и диапазон варьирования выше у ели по сравнению с сосной. При этом, если содержание элементов в течение вегетации может изменяться в 2—3 раза, то соотношение N : P : K как у сосны, так и у ели варьирует в значительно меньшей степени — в пределах 5—24 %.

Полученные нами результаты по онтогенетической изменчивости показали разнонаправленное изменение содержания макроэлементов в почке и хвое обоих изученных видов в течение вегетации, что согласуется с литературными данными (Новицкая, Чикина, 1980; Бобкова, 1987; Габукова, 1989; Судницина, 1998; Чернобровкина, 2001, и др.). Подобная динамика изменения содержания N, P, K в почках и хвое сохранялась для деревьев сосны и ели всех возрастных групп. При этом диапазон варьирования содержания элементов в разных органах сосны и ели с возрастом дерева изменялся незначительно, что согласуется с данными ряда авторов (Schmidt et al., 1996, и др.).

Некоторые особенности динамики содержания N, P, K в течение вегетационного периода в органах сосны по сравнению с елью, очевидно, обусловлены спецификой морфолого-анатомического и онтогенетического развития хвои и побегов изучаемых пород. В частности, процесс становления хвои текущего года ели как донора метаболитов происходит быстрее формирования хвои сосны (Патов, 1985; Козина, 1995, и др.). При этом в середине июня хвоя ели текущего года уже сама экспортирует метаболиты в побег, где они используются для дальнейшего транспорта, тогда как в молодой хвое сосны донорные функции начинают преобладать только во второй половине июня.

Нами показано более высокое содержание макроэлементов и больший диапазон его варьирования у ели по сравнению с сосной. В литературе по этому вопросу данные противоречивы. Так, например, T. Ingestad (1979) отмечает более высокое содержание элементов у ели по сравнению с сосной. Известно, что ель отличается бóльшими требованиями к условиям произрастания по сравнению с сосной (Ingestad, 1979; Веретенников, 1987; Козина, 1995, и др.), она более чувствительна к их изменению, что выражается в большем варьировании содержания азота, фосфора, калия в течение вегетации. Однако имеются данные о более высоком содержании азота в хвое сосны, чем ели (Ремезов и др., 1959), что косвенно поддерживается данными о более высоком содержании хлорофилла у сосны (Новицкая, Чикина, 1980) и связано с более высокими значениями у нее первичного накопления органического вещества (Орлов, Кошельков, 1971). Известно, что хвоя ели живет значительно дольше, чем хвоя сосны, и общая ассимиляционная масса больше в еловых древостоях. Поэтому общее количество N, P, K в еловых древостоях больше, чем в сосновых, что подтверждается экспериментальными данными. Так, в 20—50-летних сосновых насаждениях запасы N, P, K колеблются в пределах 235—269, 20—29 и 115—166 кг/га соответственно, а в ельнике того же возраста — соответственно 331—859, 37—99 и 161—439 кг/га (Орлов, Кошельков, 1971).

Полученные данные по соотношению основных элементов минерального питания показали, что в процессе развития хвои (от почки до двухлетней хвои) при достаточно большом диапазоне варьирования содержания элементов по величине соотношения N : P : K у обоих хвойных растений отмечается явная стабилизация. При сопоставлении данных по изменению соотношения N : P : K у деревьев различного возраста (по данным за вегетацию) оказалось, что диапазон варьирования элементов по соотношению N : P : K изменяется незначительно. При этом соотношение макроэлементов у сосны и ели значимо изменяется в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои. Так, например в почке, однолетней и двухлетней хвое сосны соотношение элементов составило соответственно 57 : 10 : 33, 60 : 9 : 31 и 72 : 9 : 19. Эти изменения тесно связаны с собственной избирательностью отдельных органов (Вахмистров, 1966), которая зависит от их донорно-акцепторной активности. Есть предположение, что большая стабильность соотношения элементов питания обусловлена однотипной сезонной динамикой содержания N, P, K в вегетативных органах растений (Бабурин, 1980), а также генетическим контролем этих процессов (Лавриченко, Журбицкий, 1976). Следует также отметить близость соотношения N : P : K для однолетней хвои сосны (60 : 9 : 31) в естественных условиях произрастания с полученными нами данными в ходе вегетационного опыта на проростках сосны при внутреннем (биологическом) оптимуме (55 : 8 : 37) (Сазонова, Придача, 2002). Это свидетельствует о поддержании в естественных условиях произрастания растительного организма именно внутреннего (биологического) оптимума, что подтверждает идею о стратегии развития растений, которая ориентирована не на достижение максимальной продуктивности (Вахмистров, Воронцов, 1997), а на поддержание некоторого устойчивого состояния, благоприятного для жизнедеятельности данного вида (Бауэр, 1935), в частности максимальной надежности воспроизведения и сохранения вида.

Таким образом, хотя использованные виды имеют различные эколого-биологические характеристики и жизненные стратегии, одинаковый характер и величины изменения соотношения N : P : K в почках и хвое сосны и ели в течение вегетации, а также независимость этого показателя от возраста дерева для обоих видов, вероятно, могут быть обусловлены систематической близостью этих видов и сходством эволюционно выработанных адаптаций к меняющимся условиям среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабурин А. А. Видовые особенности соотношения элементов питания в растениях // Агрохимия. 1980. № 5. С. 70—72.

Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М., 1935. 207 с.

Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л., 1987. 156 с.

Вахмистров Д. Б. О двух механизмах избирательности при поглощении растениями элементов минерального питания // Физиология растений. 1996. Т. 13. № 5. С. 807—813.

Вахмистров Д. Б., Вильямс М. В., Шарма Г., Ягодин Б. А. Соотношение N : P : K в среде и избирательная способность растений (теоретический анализ) // Физиология и биохимия культурных растений. 1986. Т. 18. № 4. С. 326—333.

Вахмистров Д. Б., Воронцов В. А. Избирательная способность растений не направлена на обеспечение их максимального роста // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 3. С. 404—412.

Веретенников А. В. Физиология растений с основами биохимии. Воронеж, 1987. 256 с.

Габукова В. В. Фосфорный обмен у сосны на Севере. Петрозаводск, 1989. 152 с.

Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969. 314 с.

Козина Л. В. Метаболизм фотоассимилятов и передвижение веществ у хвойных. Владивосток, 1995. 129 с.

Лавриченко В. М., Журбицкий З. И. Соотношение элементов питания в растениях как видовое генотипическое явление // Агрохимия. 1976. № 9. С. 135—141.

Методическое руководство по ускоренному анализу золы растений и определению азота. Петрозаводск, 1990. 45 с.

Новицкая Ю. Е., Чикина П. Ф. Азотный обмен у сосны на Севере. Л., 1980. 166 с.

Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М., 1971. 323 с.

Патов А. И. Сезонная динамика роста надземных органов сосны и ели // Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985. С. 15—25.

Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М., 1959. 284 с.

Сазонова Т. А., Придача В. Б. Оптимизация минерального питания хвойных растений // Агрохимия. 2002. № 2. С. 23—30.

Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск, 1977. 230 с.

Судницина Т. Н. Сезонное потребление азота елью европейской в условиях южной тайги // Лесоведение. 1998. № 5. С. 26—37.

Чернобровкина Н. П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб., 2001. 175 с.

Ingestad T. Mineral nutrient requirements of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings // Physiol. Plantarum. 1970. Vol. 45. P. 373—380.

Schmidt G., May Ch., Gebauer G., Schulze E. Uptake of (^{15}N) ammonium and (^{15}N) nitrate in a 140-year-old spruce stand (*Picea abies*) in the Fichtelgebirge (NE Bavaria) // Isot. Environ. Health Stud. 1996. Vol. 32. N 2-3. P. 141—148.

SUMMARY

Dynamics of nitrogen, phosphorus and potassium contents and N : P : K ratio in ontogenesis was studied in different organs of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. trees of different age growing in the middle taiga in Republic of Karelia. The contents and ratio of the macroelements in buds, annual and two-year-old needles of the pine and the spruce differ during vegetation, and this is realized as seasonal rhythms. The indices under do not depend on age of the trees. Absolute values of the mineral nutrients contents and the range of variation are higher in the spruce than in the pine, and depend on external conditions. The mineral nutrients contents varies during vegetation more than N : P : K ratio.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.261/296

© С. И. Генкал,[1] М. И. Ярушина[2]

НОВЫЙ ВИД *CYCLOTELLA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ОЗЕР ПОЛЯРНОГО УРАЛА

S. I. GENKAL, M. I. YARUSHINA. NEW SPECIES OF THE GENUS *CYCLOTELLA* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE POLAR URAL LAKES

[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
[2] Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 30.10.2003
Окончательный вариант получен 2.02.2004

При изучении фитопланктона озер Полярного Урала обнаружен новый вид *Bacillariophyta* — *Cyclotella strelnikovae*, описание которого сделано по данным световой (СМ) и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ).

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, новый вид, *Cyclotella strelnikovae*, Полярный Урал, оз. Ингилор.

Одним из характерных элементов ландшафта гор Полярного Урала являются многочисленные озера, которые располагаются в глубоких карах и цирках, на днищах отрогов и перевальных седловин. Большинство горных озер на Полярном Урале находится на высоте 200—500 м, что соответствует преобладающей высоте днищ каров и троговых долин в этих районах (Долгушин, Кеммерих, 1959).

Оз. Ингилор расположено на водоразделе на высоте 220 м над ур. м. (рис. 1). Отличается овальной формой и слабо изрезанной береговой линией. Длина его достигает 2.1 км при средней ширине около 400 м. Западная часть озера более глубокая, чем восточная, с максимальной глубиной до 10 м. В восточном плесе преобладают глубины до 2 м, где встречены куртинки гречихи земноводной. Берега каменистые. Дно устлано тонким илом. Озеро питается дождевыми и талыми снеговыми водами. Прозрачность воды достигает 1.5 м, цвет воды желтоватый. Выше оз. Ингилор, примерно на 7—8 м, находится безымянное озеро, соединенное с первым ручьем. Перемычка между озерами не превышает 100 м. В связи с этим оно было названо нами условно «озеро Верхний Ингилор».

Оз. Верхний Ингилор чашевидной формы, сточное, при небольших размерах имеет глубоководную зону (максимальная глубина 20 м, 70 % от общей площади). Восточный берег крутой, обрывающийся почти сразу на большую глубину. Вдоль береговой линии крупные скальные обломки. Западный берег мелководный, и вдоль береговой линии встречаются кустарники ивы. Дно озера выстлано камнями и илом.

Материалом для нашего исследования послужили пробы фитопланктона, собранные в августе 2001 г. на озерах Ингилор и Верхний Ингилор. Освобождение клеток от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Бало-

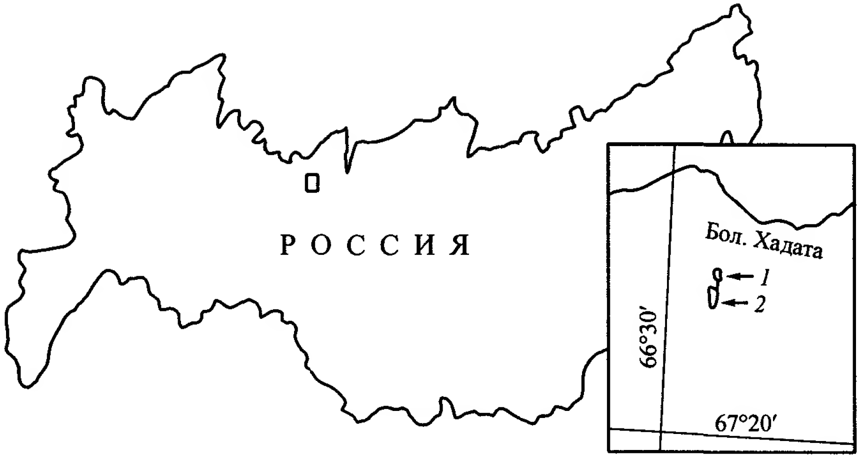


Рис. 1. Схема расположения озер Верхний Ингилор (*1*) и Ингилор (*2*).

нов, 1975). Препараты водорослей изучали с помощью СМ (МБИ-6, Ergaval) и СЭМ (JSM-25 S). Доминирующая в оз. Верхний Ингилор циклотелла является новым для науки видом, название которому дано в честь известного российского диатомолога Н. И. Стрельниковой.

Cyclotella strelnikovae Genkal et Yarushina sp. nov.

Cellulae solitariae. Frustula nanocylindricum. Valvae a rhombo-ellipticis ad rotundas, tangenter undatae, 14—48 μm in diam. Striae bi-triseriatae porporales. Interstriae torulosae. In limbo striae tri-quadriseriatae porales poris minutis et majoribus. Alveoli simplices ovales. Rimoportula una in zona marginali posita. Fultoportulae cum poris satelliticis duobus, marginales in secunda ad octava interstriis. Fultoportulae centrales 1—7 prope centrum valvae, interdum nullae. Ad juncturam frontis et limbi granuli minuta, spinulae et spinae magnae conicae, interdum nullae. In limbo granula, spinae et spinulae in interstriis, interdum nullae.

Typus. Rossia, lacus «Ingilor Superius» (Ural Polaris), VIII 2001, S. I. Genkal. In Istututo Biologiae Aquarum Internarum Acad. Sci. Rossicae (regio Jaroslavlensis, pag. Borok) conservatur. Diapositivum typicum, C 6-1.

Affinitas. Species haec circumscriptie *C. minuta* (Skv.) Antipova et *C. iris* Brun et Herib. similis est, sed a priore forma valvae, striatura subtiliore et numero fultoportularum centrali minore, a posteriore rimoportula dispositione et praesentia fultoportularum centrali differt.

Клетки одиночные. Панцирь низкоцилиндрический. Створки от ромбовидно-эллиптических до круглых, тангентально-волнистые, 14—48 мкм в диам. Центральная часть створки эллиптическая, иногда круглая, с неровным краем, с наружной поверхности бугорчатая. Штрихи из 2—3 рядов пор, 12—16 в 10 мкм. Ребра бугорчатые. На загибе створки штрихи из 3—4 рядов мелких и более крупных пор. Альвеолы простые, овальные. Двугубый вырост в периферической (прикраевой) зоне. Подпертые выросты с 2 опорами. Краевые выросты на 2—8 межальвеолярных перегородках. Близ центра створки 1—7 выростов с опорами, иногда они отсутствуют. На границе с загибом створки небольшие гранулы, шипики и крупные конические шипы, иногда они отсутствуют. На загибе створки гранулы и шипики на ребрах, иногда они отсутствуют (табл. I—IV).

Пресноводный, планктонный вид.

Тип. Россия, оз. «Верхний Ингилор» (Полярный Урал), VIII 2001, С. И. Генкал. Хранится в Институте биологии внутренних вод РАН (пос. Борок, Ярославская обл.). Типовой слайд С 6-1.

По общему абрису створки имеет сходство с *C. minuta* и *C. iris*. От *C. minuta* отличается формой створки, бóльшим числом штрихов в 10 мкм и меньшим числом центральных выростов с опорами. От *C. iris* отличается расположением двугубого выроста и наличием центральных выростов с опорами. Наибольшее сходство *C. strelnikovae* имеет с *C. minuta*, особенно это характерно для крупноклеточных форм (ср. табл. I, *1*—*3*, III, *1*; IV с Поповская и др., 2002, табл. 26—29; Генкал, Поповская, 2003, рис. 2—8). Оба вида характеризуются тангентальным рельефом створки, наличием двух опор у центральных и краевых выростов, шипов и гранул, одним двугубым выростом. Однако *C. strelnikovae* отличается от *C. minuta* бóльшим числом штрихов в 10 мкм и меньшим числом центральных выростов с опорами (см. таблицу). При этом коэффициенты вариации изученных у этих видов признаков имеют близкие величины (см. таблицу).

Для *C. minuta* и *C. strelnikovae* характерно наличие в популяциях клеток не только круглой, но и иной формы: для *C. minuta* — овальной, *C. strelnikovae* — ромбовидно-эллиптической, что их и отличает. Для этих видов отмечена определенная закономерность — с уменьшением диаметра створки увеличивается разница между длиной и шириной створки, при этом у *C. strelnikovae* эта связь выражена больше и лишь створки наибольших размеров имеют круглую форму (рис. 2). Наличие в популяциях клеток разной формы известно для других представителей центрических диатомовых водорослей, например *C. iris* (Serieyssol, 1982), ***Pliocaenicus costatus*** (Log., Lupik. et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina (Генкал и др., 2001). У *C. iris* на основе различий в форме створки было описано несколько разновидностей — *C. iris* var. *cocconeiformis* Brun et Herib., *C. iris* var. *ovalis* Brun et Herib. (Serieyssol, 1982). *C. strelnikovae* имеет сходство по общему абрису с *C. iris*, и при изу-

Морфологические признаки и их статистические различия
у *Cyclotella minuta* и *C. strelnikovae*

Признаки	Лимиты	*M* ± *m*	*CV*, %	*N*
		C. minuta		
Диаметр створки, мкм	12.8—54	28.2 ± 0.9	32.7	90
Число штрихов в 10 мкм	10—14	11.6 ± 0.0	6.7	90
Число центральных выростов с опорами	1—25	5.6 ± 0.4	69.8	87
		C. strelnikovae		
Диаметр створки по длинной оси, мкм	20.7—44	31.0 ± 1.3	22.3	28
Диаметр створки по короткой оси, мкм	14.2—44	26.7 ± 1.6	32.4	28
Число штрихов в 10 мкм	12—16	14.0 ± 0.1	7.3	28
Число центральных выростов с опорами	0—7	2.2 ± 0.2	69.3	28

Примечание. *M* — среднее арифметическое значение, *m* — ошибка среднего арифметического значения, *CV* — коэффициент вариации, *N* — объем выборки (число обсчитанных створок на негативах).

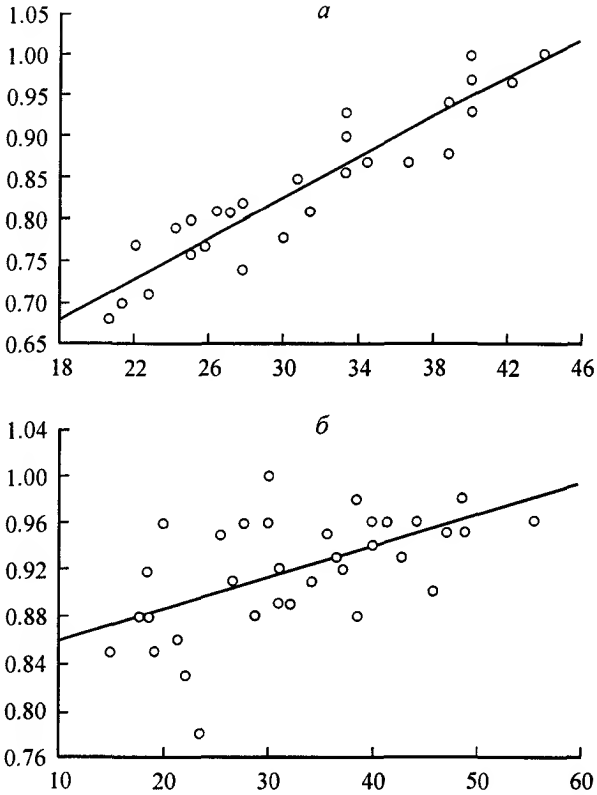


Рис. 2. Зависимость отношения ширины/длины створки от диаметра створки у *Cyclotella strelnikovae* (*а*) и *C. minuta* (*б*).

По оси абсцисс — диаметр створки в мкм, по оси ординат — отношение ширины створки к ее длине.

чении материала в СМ его клетки были отнесены именно к этому виду. Однако, по данным СЭМ, у *C. iris* в отличие от *C. strelnikovae* двугубый вырост расположен на одном из ребер на загибе створки, а центральные выросты отсутствуют.

В планктоне оз. Верхний Ингилор как в пелагиали, так и в литорали доминировал *C. strelnikovae*, достигая численности от 48 до 74 тыс. кл/л и биомассы 0.53—0.82 мг/л. По данным СЭМ, ему сопутствовал *C. glomerata* Bachmann. В это же время *C. strelnikovae* был обнаружен нами также в оз. Ингилор, где вид встречался единично в литорали. По численности преобладали синезеленые, в основном *Aphanizomenon elenkinii* I. Kiss. и *Microcystis incerta* Lemm., по биомассе — *Asterionella formosa* Hass.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Генкал С. И., Поповская Г. И. Морфологическая изменчивость и таксономия байкальских эндемиков из рода *Cyclotella* Kütz. (*Bacillariophyta*) // Альгология. 2003. Т. 13. № 1. С. 3—15.

Генкал С. И., Поповская Г. И., Бондаренко Н. А. К морфологии и таксономии *Pliocaenicus costatus* (Log., Lupik. et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina (*Bacillariophyta*) // Биология внутренних вод. 2001. № 2. С. 53—64.

Долгушин Л. Д., Кеммерия А. О. Горные озера Приполярного и Полярного Урала // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1959. № 5. С. 76—82.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас-определитель. Новосибирск, 2002. 168 с.

Serieyssol K. K. Cyclotella iris Brun et Heribaud // Proceed. 17th Int. Diatom Symp (ed. by D. G. Mann). Königstein, 1984. P. 197—212.

SUMMARY

A new diatom species, *Cyclotella strelnikovae*, is described from phytoplankton of the Polar Ural lakes using SEM.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.37 : 582.42

© С. Г. Князева, Е. Н. Муратова

БАЗА ДАННЫХ «ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ»

S. G. KNYAZEVA, E. N. MURATOVA. THE DATABASE
«THE CHROMOSOME NUMBERS OF GYMNOSPERMS»

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (391-2) 43-36-86
E-mail: Institute@forest.academ.ru
Поступила 25.11.2003

Описаны результаты создания базы данных «Хромосомные числа голосеменных растений» по кариологии современных голосеменных растений. Приведены гистограммы распределения чисел хромосом в отделе и классах голосеменных. Показаны возможности, которые открывают компьютерные технологии в области хранения, обработки и извлечения кариологической информации.

Ключевые слова: хромосомные числа, голосеменные, кариология, база данных.

Кариологическая информация часто используется во многих систематических и флористических исследованиях, а также при выяснении филогенетических связей между отдельными видами, родами и классами. Очень важен прикладной аспект кариологических исследований, без которых невозможно успешное проведение селекционных работ, интродукция, рациональное использование растений и сохранение генетических ресурсов видов.

Исследование чисел хромосом у растений началось еще в XIX в. Накопленный с тех пор обширный фактический материал обобщался в многочисленных сводках, в том числе и сотрудниками Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (Муратова, Круклис, 1988; Муратова, 1997а, б, 1998). Однако растущий интерес к кариологическим исследованиям растений приводит к появлению все новых данных о числах хромосом голосеменных растений. Анализ огромной кариологической информации весьма затруднителен. И здесь на помощь могут прийти компьютерные технологии, открывающие новые возможности как в хранении и доступе к любым объемам информации, так и в их обработке.

Увеличение популярности таких разработок в биологических исследованиях за последние десятилетия подтверждает их высокую эффективность (Пименов и др., 1993; Овчинникова и др., 2000; Парфенова, Чебакова, 2000; Поспелов, 2000, и др.). Первые компьютерные базы данных, регистрирующие хромосомные числа растений, появились в 1970-х годах XX в. (Löve, Löve, 1974, 1975). Функционирует база данных по кариологии зонтичных мировой флоры в Ботаническом саду МГУ (Пименов и др., 1993). В настоящей статье описываются результаты создания базы данных по хромосомным числам голосеменных растений. Кроме возможности удобного хранения информации компьютерные технологии позволяют легко и быстро найти нужные сведения среди огромного количества однородной кариологической информации.

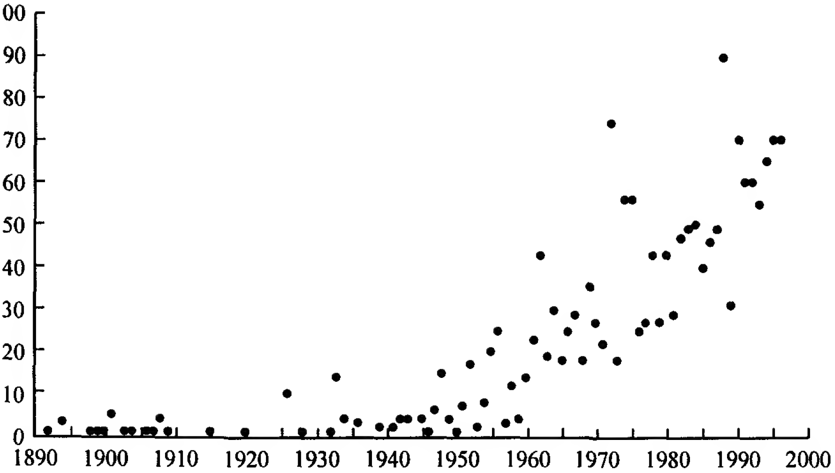
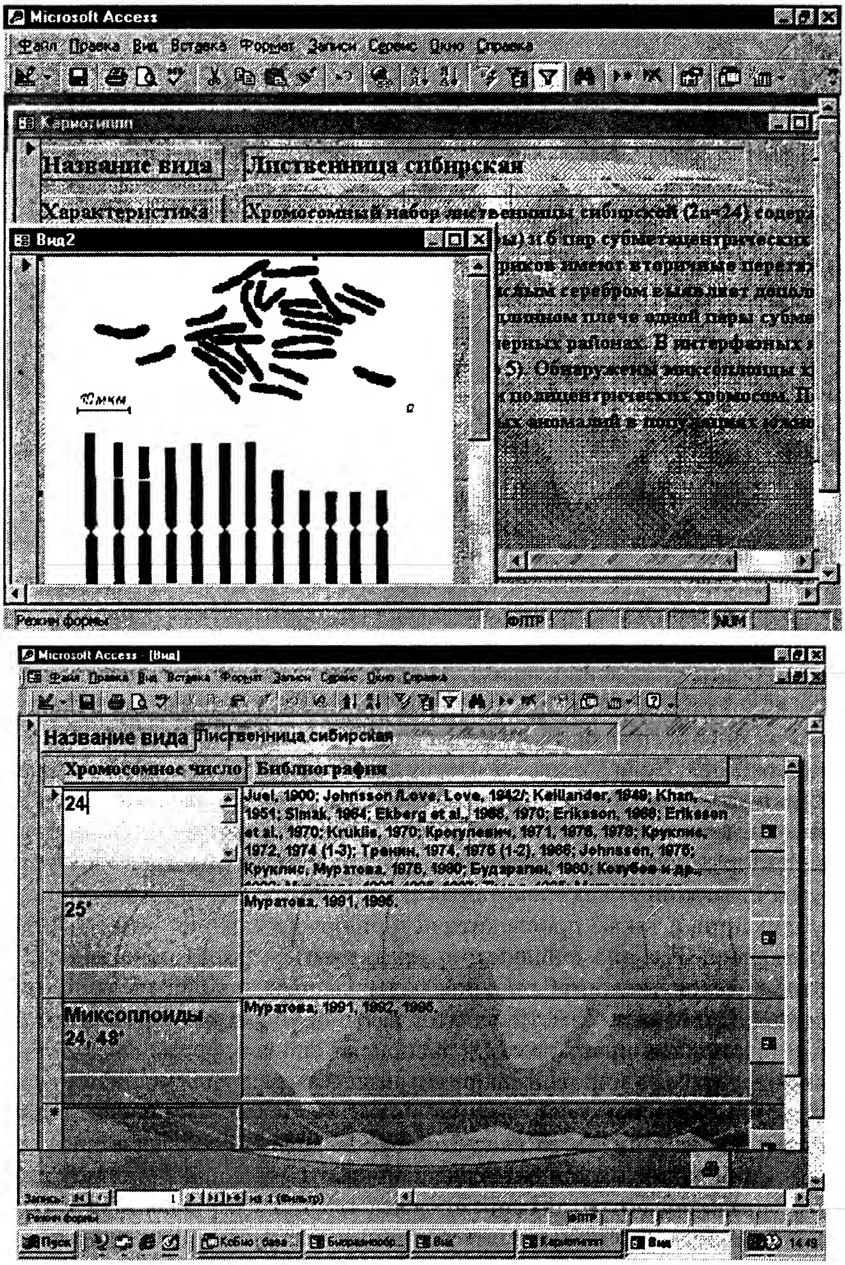


Рис. 1. Динамика выхода публикаций по карпологии рода Сосна.
По оси абсцисс — годы, по оси ординат — число публикаций.

База данных создается с помощью СУБД Access 2000 на базе компьютера Pentium. В основу схемы базы данных положена систематическая иерархия: класс — порядок — семейство — триба (подсемейство) — род — вид. Для каждой таксономической единицы дана небольшая морфологическая кариологическая характеристика. Для видов приведены все установленные числа хромосом (2n) в порядке возрастания и их библиография. Приведены синонимы вида, встречающиеся в кариологических работах. Если в статье имеются данные о происхождении материала, на котором производилось определение числа хромосом, и сведения о морфологии хромосом, они также представлены в базе данных. Литературные ссылки разбиты на 4 поля: авторы, название работы, место публикации и год публикации, что позволяет выводить данные как в алфавитном порядке по фамилиям авторов, так и по годам публикации, а также проследить историю кариологического изучения того или иного таксона. Так, рис. 1 иллюстрирует на примере рода Сосна, как с течением времени изменяется число публикаций, содержащих кариологическую информацию о видах рода. Можно заметить, что с каждым годом количество публикаций увеличивается, причем практически в экспоненциальной форме.

В настоящее время в мировой флоре встречается около 800 видов голосеменных растений, которые играют очень важную роль в фитоценозах как северного, так и южного полушария. Они часто являются основными лесообразующими видами, а также имеют большое народно-хозяйственное значение и активно используются человеком в различных отраслях своей деятельности. Не случайно их изучению посвящено огромное число работ и интерес к ним все растет. Тем не менее только у половины видов определено число хромосом и изучена их морфология.

База данных в настоящее время содержит информацию о более чем 600 видах и внутривидовых таксонах голосеменных растений, более 1000 описанных хромосомных чисел, а библиографический список содержит около 1300 ссылок. Структурированная информация хранится в электронных таблицах СУБД Access, которые связаны друг с другом ключевыми полями (база данных является реляционной). На основе таблиц создается пользовательское приложение, состоящее из форм, запросов и отчетов для пользователя, которое позволит работать с базой данных пользователю любого уровня подготовки. База данных включает в себя два режима работы с данными. Первый блок — просмотр данных, второй — поиск нужной



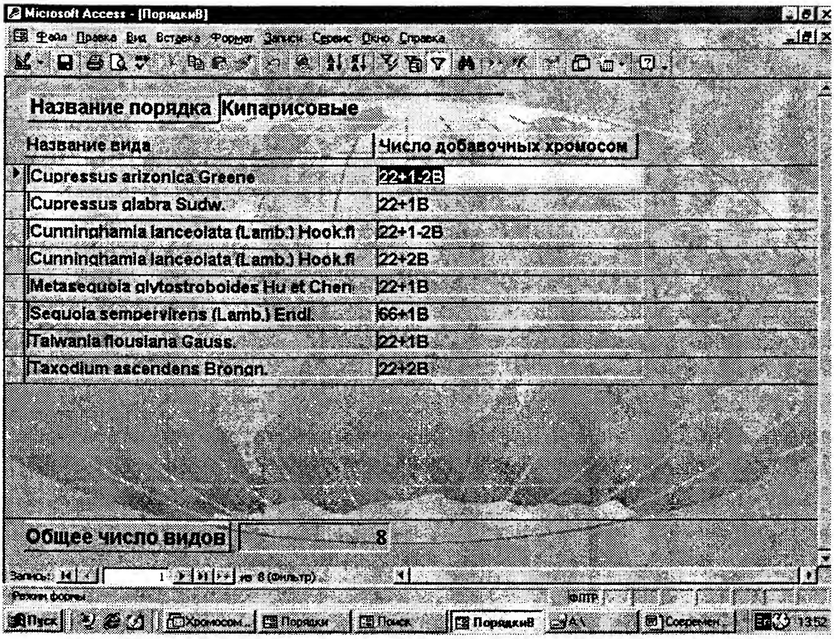
Название вида Лиственница сибирская

Характеристика Хромосомный набор лиственницы сибирской (2n=24) содер…

Хромосомное число	Библиография
24	Juel, 1900; Johnsson /Love, Love, 1942/; Keillander, 1949; Khan, 1951; Simak, 1964; Ekberg et al., 1968, 1970; Eriksson, 1968; Eriksson et al., 1970; Kruklis, 1970; Крогулевич, 1971, 1976, 1978; Круклис, 1972, 1974 (1-3); Тренин, 1974, 1976 (1-2), 1986; Johnsson, 1976; Круклис, Муратова, 1976, 1980; Бударагин, 1980; Козубов и др.,
25*	Муратова, 1991, 1996.
Миксоплоиды 24, 48*	Муратова, 1991, 1992, 1996.

Рис. 2. Результаты запроса о кариологической характеристике лиственницы сибирской.

информации в базе. В первом случае пользователь просматривает всю базу данных начиная с порядков и по систематической иерархии может дойти вплоть до первичной информации. Во втором случае можно сразу получить интересуемую информацию, набрав в диалоговом окне название вида, порядка или любого другого таксона. В этом случае выдается информация только о выбранном таксоне. Так, на рис. 2 приведены результаты запроса о виде лиственница сибирская. Открывающаяся форма содержит краткую информацию о кариотипе вида. Дополнительные

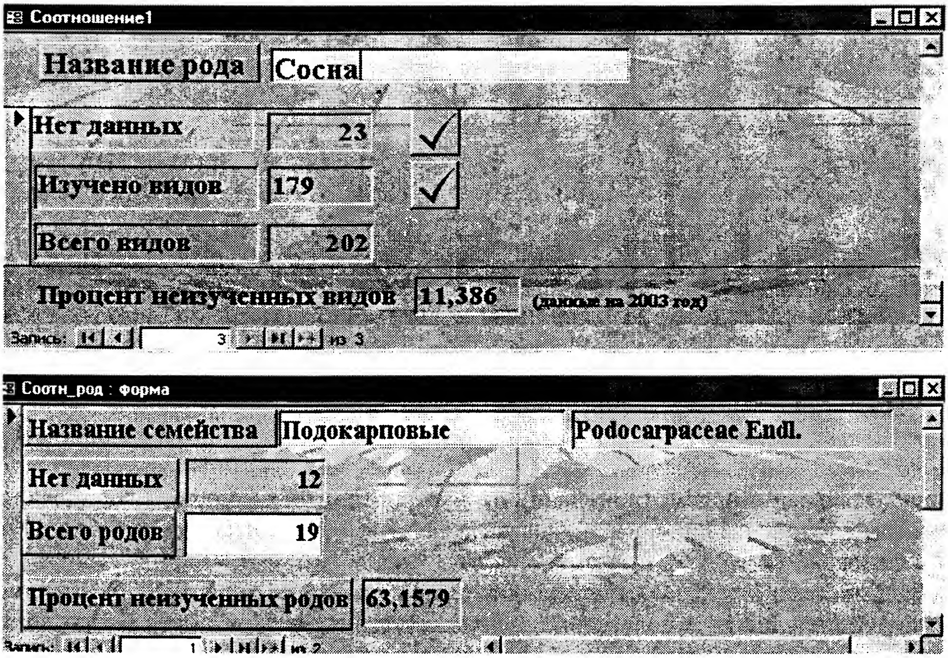


Название порядка Кипарисовые

Название вида	Число добавочных хромосом
Cupressus arizonica Greene	22+1-2B
Cupressus glabra Sudw.	22+1B
Cunninghamia lanceolata (Lamb.) Hook.fi	22+1-2B
Cunninghamia lanceolata (Lamb.) Hook.fi	22+2B
Metasequoia glytostroboides Hu et Chen	22+1B
Sequoia sempervirens (Lamb.) Endl.	66+1B
Taiwania flousiana Gauss.	22+1B
Taxodium ascendens Brongn.	22+2B

Общее число видов 8

Рис. 3. Результаты запроса о видах в порядке Кипарисовых, имеющих добавочные хромосомы.



Название рода Сосна

Нет данных	23	✓
Изучено видов	179	✓
Всего видов	202	

Процент неизученных видов 11,386 (данные на 2003 год)

Название семейства Подокарповые Podocarpaceae Endl.

Нет данных	12
Всего родов	19

Процент неизученных родов 63,1579

Рис. 4. Результаты запросов, характеризующие степень изученности видов, родов и семейств голосеменных растений на примере семейства подокарповых и рода Сосна.

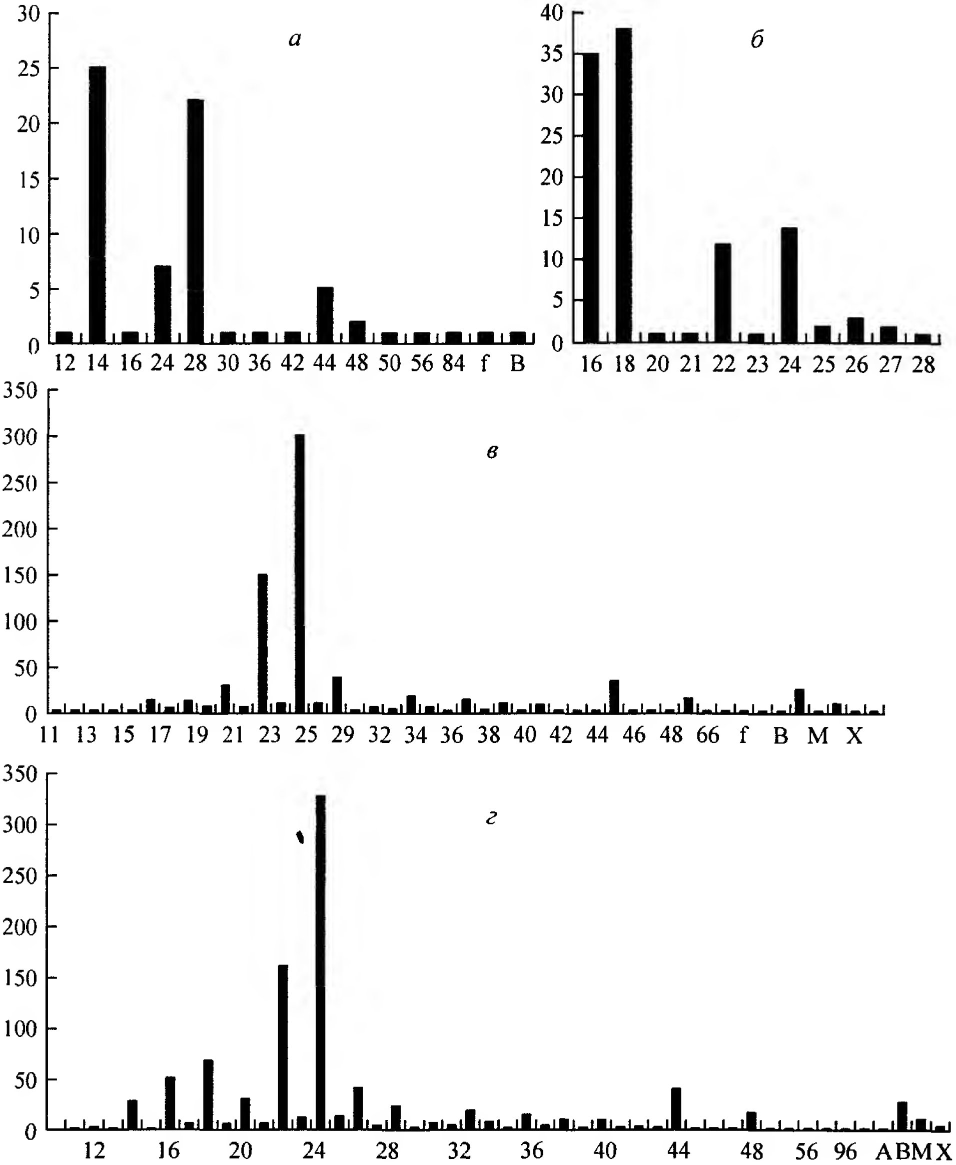


Рис. 5. Гистограммы распределения чисел хромосом различных классов отдела голосеменных.

а — гнетовые; *б* — цикадовые; *в* — хвойные; *г* — весь отдел голосеменных растений. По оси абсцисс — число хромосом, по оси ординат — число видов. А — анеуплоиды, В — добавочные хромосомы, М — миксоплоиды, Х — химеры, f — фрагменты.

кнопки позволяют просмотреть данные о всех описанных хромосомных числах вида, в том числе и для синонимов вида, а также — имеющиеся в базе данных рисунки и фотографии.

База данных (помимо уже упомянутых выше диаграмм, характеризующих рост числа публикаций) дает пользователю дополнительные возможности анализа. Так, например, система разработанных предопределенных запросов позволяет при необходимости вывести информацию обо всех видах с добавочными хромосомами или миксоплоидами и анеуплоидами в пределах таксона любого ранга. На рис. 3

представлены результаты запроса о добавочных хромосомах в пор. Кипарисовых. Как можно заметить, к настоящему моменту в данном порядке добавочные хромосомы обнаружены у восьми видов.

Поскольку в базу данных вносятся все виды (исследованные и неисследованные кариологически), можно получить информацию о степени изученности того или иного таксона. Рис. 4 показывает результаты запросов, иллюстрирующих процент изученности родов и семейств голосеменных растений. Результаты запросов подтверждают относительно слабую кариологическую изученность многих представителей голосеменных растений. Так, в сем. Подокарповых у 66 % родов неизвестны числа хромосом и их морфология. И даже в пределах одного из самых изученных родов голосеменных растений — рода *Pinus* — нет данных о кариологии 23 его видов.

База данных позволяет также построить гистограммы распределения числа хромосом в пределах любой таксономической единицы. На рис. 5 представлены распределения чисел хромосом всего отдела голосеменных и трех классов. Как можно заметить, гистограмма распределения основных хромосомных чисел является многовершинной. Максимальный пик приходится на 2n = 24, второй пик — 2n = 22 и несколько небольших пиков, связанных с 2n = 14, 16, 18 и 20. Также есть несколько пиков на полиплоидных уровнях: 28, 33, 38, 40, 44 и 48. Полиплоиды встречаются во многих порядках. Особенно их много в порядках Гнетовых, Подокарповых и Кипарисовых. Минимальное число хромосом, известное к настоящему моменту (2n = 11), характерно для представителей класса хвойных (*Thuja gigantea* Nutt. var. *gracilis* Beissn.), максимальное (2n = 84) — для гнетовых (*Welwitschia mirabilis* Hook. fil.). Минимальный разброс в числах хромосом наблюдается в классе цикадовых, более древних представителей голосеменных, максимальный — в классе сосновых, в состав которого входят более эволюционно молодые голосеменные. Подобные гистограммы можно построить и для отдельных порядков, семейств.

Таким образом, представленная база данных позволит легко обновлять материалы по мере необходимости, а также быстро и эффективно получать и обрабатывать информацию. До настоящего времени аналогов такой базы для голосеменных растений не существовало. После окончательной отладки предполагается сделать базу данных доступной для сторонних пользователей. Базу данных можно приобрести в лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (e-mail: selection@forest.academ.ru).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН № 145 и проекта РАН 12.1 «Разработка научных основ мониторинга разнообразия лесов Сибири».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Муратова Е. Н. Хромосомные числа голосеменных растений. I. *Cycadaceae — Pinaceae* (*Abies — Larix*) // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 11. С. 102—109.

Муратова Е. Н. Хромосомные числа голосеменных растений. II. *Pinaceae* (*Picea*, *Pinus*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 12. С. 105—115.

Муратова Е. Н. Хромосомные числа голосеменных растений. III. *Pinaceae* (*Pseudolarix — Tsuga — Gnetaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 149—158.

Муратова Е. Н., Круклис М. В. Хромосомные числа голосеменных растений. Красноярск, 1988. 117 с.

Овчинникова Н. Ф., Мельников А. А., Ланкин Ю. П. База данных древесной растительности на постоянных пробных площадях в Западном Саяне // Матер. Первой межрег. науч.-практ. конф. по сохранению биологического разнообразия Приенисейской Сибири «Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири». Красноярск, 2000. Ч. 2. С. 73—74.

Парфенова Е. И., Чебакова Н. М. База данных «Западный Саян» и ее использование в биоклиматических исследованиях // Матер. Первой межрег. науч.-практ. конф. по сохранению биологического разнообразия Приенисейской Сибири «Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири». Красноярск, 2000. Ч. 2. С. 74—76.

Пименов М. Г., Леонов М. В., Васильева М. Г., Даушкевич Ю. В. Компьютерная база данных по кариологии *Umbelliferae* мировой флоры // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 65—71.

Поспелов И. Н. База данных «Природа Таймырского заповедника» — опыт создания комплексной региональной базы данных по биоразнообразию // Матер. Первой межрег. науч.-практ. конф. по сохранению биологического разнообразия Приенисейской Сибири «Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири». Красноярск, 2000. Ч. 1. С. 115—117.

Löve A., Löve D. Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. Vaduz, 1974. 1241 p.

Löve A., Löve D. Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. Vaduz, 1975. Vol. 23. 598 p.

SUMMARY

The results of developing the database on chromosome numbers of gymnosperms are presented. The database is based on the taxonomical hierarchy: class — order — family — tribe — (subfamily) — genus — species. Brief morphological information and karyological characters are given for every taxon. All known chromosome numbers (2n) in increasing order and the bibliography are presented for each species. At present, the database contains information on 600 species and infraspecific taxa of gymnosperms, 1000 descriptions of chromosome numbers and 1300 reference to bibliography.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© Т. К. Юрковская

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН — ЦЕНТР СТАНОВЛЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО КАРТОГРАФИРОВАНИЯ В РОССИИ[1]

T. K. YURKOVSKAYA. THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE AS A CENTRE OF ARISING AND DEVELOPMENT OF GEOBOTANICAL CARTOGRAPHY IN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 01.03.2004

Становление и развитие геоботанического картографирования в России связано с историей Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Его организовал проф. Н. И. Кузнецов в 1922 г. Отдел был первым научным геоботаническим подразделением в стране, основным направлением исследований которого стало составление многолистной карты растительного покрова европейской части СССР. По своим принципам, теоретическим концепциям и оформлению эта карта была во многом новаторской. Целые поколения геоботаников сформировались в процессе работы над картами.

Следующий этап в развитии геоботанического картографирования связан с созданием первого в СССР Большого советского атласа мира. Исследования этих лет подготовили тот взлет и размах, которого достигло картографирование растительности во второй половине XX в.

Ключевые слова: история, карта, геоботаника.

В торопливом течении современной жизни мы нередко теряем восприятие времени, забываем о том, что продолжаем начатое в прошлые времена и по сути стоим на плечах наших предшественников и основателей нашей науки.

К концу XIX в. геоботаника по содержанию была уже четко дифференцирована от других ботанических дисциплин. Основателями русской геоботаники считают С. И. Коржинского, А. Н. Краснова, И. К. Пачосского, Г. И. Танфильева, П. Н. Крылова (Сочава, 1956; Дохман, 1973; Трасс, 1976). Их непосредственными продолжателями явились Г. Ф. Морозов, А. Я. Гордягин, В. Н. Сукачев и др.

В начале XX в. геоботаника была бурно развивающейся наукой со своими понятиями, методами и крупными достижениями в области изучения растительного покрова страны. Были опубликованы первые крупные произведения наших классиков. Первое издание «Учения о лесе» Морозова появилось в 1912 г.; в 1915 г. Сукачев публикует книгу «Введение в учение о растительных сообществах»; Б. А. Келлер (1907—1912 гг.) внедряет в геоботанику ряд новых понятий, уделяя особое внимание экологическим рядам (Димо, Келлер, 1907; Келлер, 1912, и др.).

В эти же годы публикует крупные теоретические произведения следующая генерация геоботаников-классиков: «Опыт эпигенологической классификации болот» (Аболин, 1914), первые работы В. В. Алехина (1909, 1910) о курских степях, позднее он разрабатывает правило предварения (Алехин, 1915, 1926). Уже в 1910 г. Л. Г. Раменский закладывает основы учения о непрерывности растительного покрова. Публикуются известные работы о пойменных лугах Северной Двины и Сухоны (Шенников, 1911, 1913) и монография «Луга Симбирской губернии» (Шенников, 1919).

---

[1] Доложено на специальном заседании Ученого совета БИН РАН, посвященном 300-летию Санкт-Петербурга (02.06.2003).

К этому времени уже совершено огромное количество экспедиций в разные части нашей страны. Результаты их широко публиковались. Но, как ни странно, не существовало ни одного специализированного научного геоботанического подразделения. Геоботаники работали либо в университетах и институтах учебного и прикладного профиля, либо в составе многочисленных в ту пору экспедиций.

Отдел геоботаники, организованный Кузнецовым в 1922 г. в Ботаническом саду, явился первым научным специализированным геоботаническим подразделением. Кафедра геоботаники МГУ, созданная В. В. Алехиным в 1923 г., была первой кафедрой в России, но все же она на год моложе Отдела геоботаники.

Геоботаническое картографирование — молодое направление изучения растительного покрова. Первые карты растительности России, составленные С. И. Коржинским (1899) и Г. И. Танфильевым (1900), появились на рубеже XIX—XX вв. Они были схематичны и характеризовали зональные типы растительности. Становление и развитие геоботанического картографирования в нашей стране тесно связано с историей Отдела геоботаники Ботанического института РАН, созданного, как говорилось выше, Н. И. Кузнецовым.

Необходимо сказать несколько слов о Николае Ивановиче Кузнецове. Он родился в Петербурге 17 декабря 1864 г. Его отец был военным (редактором «Артиллерийского журнала»), и Николая Ивановича готовили к военной карьере, но он предпочел стать ботаником. На его формирование большое влияние оказал А. Н. Бекетов и бекетовский кружок молодых ботаников (Паутов, 2003).

Уже в студенческие годы Кузнецов совершил ряд экспедиций и опубликовал первые работы. С 1891 г. он состоял младшим консерватором С.-Петербургского ботанического сада и заведовал русским гербарием. В 1895 г. защитил магистерскую диссертацию. В этом году Н. И. переехал в г. Юрьев, где в течение 20 лет заведовал кафедрой ботаники университета. Одновременно он был директором Ботанического сада.

С. Ю. Липшиц (1957) к числу основных заслуг Кузнецова относил следующие: 1) создание одной из плодотворнейших научных школ русских систематиков, флористов и ботанико-географов; 2) основание журнала «Труды Ботанического сада Юрьевского университета» (журнал сосредоточил лучшие ботанические силы страны и способствовал консолидации ботаников); 3) организацию первого русского бюро по обмену гербарными растениями; 4) начало планомерного изучения флоры и растительности Кавказа; 5) создание и опубликование ряда оригинальных курсов по ботанике; 6) он был одним из пионеров охраны природы в России.

Повышение интереса Кузнецова к геоботанике было вызвано, возможно, письмом известного французского ботаника Ch. Flahault в 1901 г. с предложением сотрудничать в разработке фитоценологической номенклатуры.

В 1904 г. Кузнецова избирают членом-корреспондентом Российской Академии наук. Налаженную жизнь и творчество Кузнецова прерывает Первая мировая война. Он эвакуируется с семьей в Крым. Здесь Кузнецов становится директором Никитского Ботанического сада, одним из основателей Таврического (Крымского) университета и заведующим кафедрой ботаники. Но началась Гражданская война, и, как только Крым был занят Красной Армией, Н. И. переехал в Петроград.

В Петрограде он состоял профессором Географического института (впоследствии географического факультета университета), заместителем директора Географо-экономического научно-исследовательского института (ГЭНИИ).

В Главном Ботаническом саду сначала для него нашлось лишь место младшего консерватора — должность, с которой он начинал свою деятельность по окончании университета. С. Ю. Липшиц пишет, что сам видел на двери кабинета ученого визитную карточку такого содержания: «Профессор Николай Иванович Кузнецов, доктор ботаники», далее — зачеркнутую фразу «директор Никитского ботанического сада», замененную вписанными от руки словами («младший консерватор»). Таким образом, Н. И. Кузнецов вступил в 1922 г. в число сотрудников Главного Ботанического сада Народного комиссариата земледелия. Ему было в то время 58 лет. Он сразу принялся за большой коллективный труд — создание геоботанической карты СССР. Со свойственной крупным ученым прозорливостью Н. И. оценил то значение, которое должна была приобрести карта растительности. Таким образом, Кузнецов сделал составление карт основным, стержневым направлением нового отдела.

Кузнецов и чертежник — военный инженер В. П. Силиверстов составляли весь штат отдела. Однако огромный научный авторитет и организаторский талант Кузнецова привлекли вскоре к участию в работе над картой многих научных сотрудников и молодежь — студентов, которых он отбирал из числа своих учеников в университете.

Уже в 1923 г. Кузнецовым при участии Ю. Д. Цинзерлинга была составлена первая обзорная карта растительности Восточной Европы, которая в том же году демонстрировалась на первой Всероссийской сельскохозяйственной выставке в Москве и получила диплом признательности.

Прекрасный флорист и ботанико-географ Н. И. подошел к вопросам картографирования растительности с очень широких позиций. Он писал, что при создании карт растительности надо иметь в виду серию из 4 карт: 1) флористической, 2) геоботанической, 3) исторической, 4) карты районирования.

Карта м. 1 : 4 000 000, созданная под его руководством, была издана под названием «Карта растительности европейской части СССР» (Кузнецов, 1928а). Она содержала 46 единиц и впервые на ней был воплощен регионально-типологический принцип, ставший традиционным для мелкомасштабного геоботанического картографирования в России. Заметим, кстати, что до сих пор создание этого принципа обычно связывают с именами Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы и с созданной под их руководством Геоботанической картой СССР М. 1 : 4 000 000 (1954). Справедливости ради следует сказать, что В. Б. Сочава (1956) отмечал приоритет Кузнецова в создании регионально-типологического принципа.

Главной и очень важной работой стало организованное Кузнецовым составление листов среднемасштабной «Геоботанической карты Европейской России» (Кузнецов, 1927—1932). По своим принципам, теоретическим концепциям и оформлению она была во многом новаторской. Кузнецов осуществил показ современной растительности на фоне восстановленной. Предложенное им понятие о восстановленной растительности и метод реконструкции климатически и эдафически обусловленных типов сообществ оказались крайне важными, особенно для мелкомасштабного картографирования, и получили широкое развитие при составлении большинства отечественных геоботанических карт. Новые в то время приемы оформления карт (использование плюров, буквенных индексов, иллюминовки, символизирующей экологические особенности основных типов растительности, показ нерезких границ постепенной сменой тонов и т. п.) не потеряли своей актуальности (Кузнецов, 1928б).

Е. В. Шифферс (1957) описала, какое значение придавал Кузнецов картам задуманной им серии, особенно флористической и исторической. К их изучению и уточнению Кузнецов неоднократно возвращался сам и привлекал своих сотрудников и учеников. На этой работе он проверял склонность и способность студентов-практикантов к картографической работе. Сохранились варианты исторической карты, выполненные М. Н. Аврамчиком, А. А. Ниценко, Е. П. Матвеевой и др.

Кузнецов придавал большое значение экспедиционным исследованиям при картировании растительного покрова, и первоначально экспедиции предпринимались с определенным картографическим заданием закрыть то или иное «белое пятно», но вскоре они приобрели самостоятельное значение и заняли особое место в работах отдела как основной способ познания природных закономерностей растительного покрова страны.

Используя свои возможности профессора университета, Кузнецов значительную часть подготовительных картографических работ проводил силами молодых сотрудников ГЭНИИ и студентов, а затем, по мере возможности, вводил их в состав разраставшегося Отдела. Так пришли в Отдел Л. А. Соколова, О. С. Полянская, Н. М. Савич, О. А. Смирнова, К. И. и Н. Г. Солоневичи, Е. А. Галкина.

Некоторые сотрудники вошли в коллектив Отдела не путем участия в картографической работе, а через экспедиционные исследования, которые постепенно развертывались Кузнецовым и Цинзерлингом, а также А. П. Шенниковым. Шенников вступил в состав Отдела геоботаники в 1925 г. и принимал деятельное участие в организации экспедиций, а также в разработке северных листов карты.

При жизни Кузнецова было издано 8 листов карты. Они произвели огромное впечатление за рубежом. В докладе на Международном ботаническом конгрессе в Кембридже проф. H. Brockman-Jerosch, который был тогда секретарем Международной комиссии по геоботаническому картографированию, отметил, что русские «Pflanzengeographen» под руководством Кузнецова создали выдающееся картографическое произведение.

После смерти Кузнецова в 1932 г. работы по картографированию растительности возглавили его ближайшие помощники Цинзерлинг и Шифферс.

Созданный под руководством Кузнецова блок карт столь крупного масштаба и такой большой территории — уникальное по своему размаху и замыслу явление картографиии. Этот период становления и развития геоботанического картографирования способствовал успешному развитию геоботанического картографирования в нашей стране и в дальнейшем отмечен крупными этапными произведениями.

Среди них отметим составление серии карт для первого Большого советского атласа мира (БСАМ) под руководством А. П. Ильинского в 1937 г. В том же году под руководством Ю. Д. Цинзерлинга была создана Карта растительного покрова СССР для Всесоюзной сельскохозяйственной выставки. Одновременно ее переработанный вариант был подготовлен к изданию и опубликован в 1939 г. под редакцией Е. М. Лавренко, так как имя Цинзерлинга уже нельзя было упоминать в связи с его арестом. Наконец после войны, в 1950-е годы, в Отделе геоботаники под руководством Лавренко и Сочавы была создана Карта растительного покрова СССР м. 1 : 4 000 000, над которой работали почти все сотрудники Отдела и многие ведущие геоботаники страны.

Современные достижения геоботанической картографии в России были бы немыслимы без этого блистательного кузнецовского периода в русской картографии растительного покрова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболин Р. И. Опыт эпигенологической классификации болот // Болотоведение. 1914. Вып. 3—4. С. 230—287.

Алехин В. В. Очерк растительности и ее последовательной смены на участке «Стрелецкая степь под Курском» // Тр. СПб. об-ва естествоисп. 1909. Т. 40. Вып. 1. 112 с.

Алехин В. В. Казацкая степь Курского уезда в связи с окружающей растительностью // Тр. СПб. об-ва естествоисп. 1910. Т. 41. Вып. 3. С. 271—317.

Алехин В. В. Типы русских степей // Изв. Бот. сада Петра Великого. 1915. Т. 15. № 3—4. С. 405—432.

Алехин В. В. Современное состояние вопроса о классификации русских степей // Дневн. Всесоюз. съезда ботаников в Москве в январе 1926 г. М., 1926.

Геоботаническая карта СССР. М., 1954.

Димо Н. А., Келлер Б. А. В области полупустыни: Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губ. Саратов, 1907. 318 с. + 215 с.

Дохман Г. И. История геоботаники в России. М., 1973. 285 с.

Ильинский А. П. Мировая карта растительности (растительные зоны, подзоны и пояса) // Большой советский атлас мира. М., 1937. Т. 1.

Келлер Б. А. Ботанико-географические исследования в Зайсанском уезде Семипалатинской области. I. Очерк растительности Кальджирской долины. II. Ботанические исследования 1908 г. // Тр. об-ва естествоисп. при Казанском ун-те. 1912. Т. 44. Ч. 1. 209 с; Ч. 2. 241 с.

Коржинский С. И. Карта ботанических областей Российской империи. М. 1 : 23 100 000 // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона. СПб., 1899 [вкл. после с. 48].

Кузнецов Н. И. [ред.] Геоботаническая карта европейской части СССР. М. 1 : 1 050 000. Л., 1927—1932. Лист 14 + плюр (1927); л. 15, 16 (1928); л. 10 (1929) + плюр (1930); л. 5, 6 (1930); л. 7, 9 (1932).

Кузнецов Н. И. Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 4 000 000 // Районы сортов озимой и яровой пшеницы СССР и их качество (по данным сортосетей Союза) / Под ред. В. В. Таланова. Тр. Бюро по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1928а. Прилож. 32 (вкладка).

Кузнецов Н. И. Ботанико-географическое картирование европейской России // Зап. Одесск. об-ва естествоисп. 1928б. Вып. 44. С. 109—120.

Лавренко Е. М. [ред.]. Карта растительности Союза Советских Социалистических Республик. М. 1 : 5 000 000. Л., 1939. 4 листа.

Липшиц С. Ю. Николай Иванович Кузнецов (17 XII 1864—22 V 1932): к 25-летию со дня смерти // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1307—1314.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Вып. 1. Введение в биологию леса. СПб., 1912. 83 с.

Паутов А. А. Бекетов Андрей Николаевич // Три века Санкт-Петербурга. Энциклопедия в 3 томах. Т. 2: 19 в. Кн. 1 А—В. СПб., 2003. С. 262—264.

Раменский Л. Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дн. XII съезда русских естествоисп. и врачей. СПб., 1910. Т. 4.

Сочава В. Б. Введение в обзор растительного покрова СССР на основе «Геоботанической карты» м. 1 : 4 000 000 // Растительный покров СССР: пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1 : 4 000 000. М.; Л., 1956. С. 9—60.

Сукачев В. Н. Введение в учение о растительных сообществах. Петроград, 1915. 128 с.

Танфильев Г. И. Ботанико-географическая карта Российской империи. М. 1: 25 200 000 // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. СПб., 1900. Т. 2.

Трасс Х. Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л., 1976. 252 с.

Шенников А. П. Образование некоторых пойменных растительных формаций в долинах бассейна Северной Двины (Отчет СПб. ун-та за 1910 г.). СПб., 1911. С. 258—260.

Шенников А. П. Аллювиальные луга в долинах рек Северной Двины и Сухоны в пределах Вологодской губернии // Матер. по организации и культуре кормовой площади. 1913. Вып. 6. 85 с.

Шенников А. П. Луга Симбирской губернии. Симбирск, 1919. Вып. 1. 201 с.

Шифферс Е. В. Н. И. Кузнецов как основатель Отдела геоботаники Главного Ботанического сада НКЗ — Ботанического института Академии наук СССР // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1324—1330.

SUMMARY

The arising and development of geobotanical cartography in Russia is related with the history of Geobotanical Department of the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg). The Department was established by N. I. Kuznetsov in 1922 was the first scientific geobotanical institution in the country.

Its main branch of investigation was compiling of the many-sheeted vegetation map of the European part of the USSR. The map was innovatory in many respects as to its principles, theoretical concepts and design. The next stage in the progress of geobotanical mapping was related with creation of the Large Soviet Atlas of the World, first in the USSR. Investigations of those years set the stage for the elevation and wide scope of the vegetation cartography in the second half of 20th century.

УДК 92 (147 + 57) : 58
Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 9

АЛЕКСАНДР АНДРЕЕВИЧ БУНГЕ

(к 200-летию со дня рождения)

A. K. SYTIN. ON THE BICENTENARY OF ALEXANDER VON BUNGE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.10.2003
Окончательный вариант получен 22.03.2004

Флорист и систематик, географ-путешественник Александр Андреевич Бунге происходил из династии обрусевших немцев. Дед А. А. Бунге — Георг Фридрих (1722 (?)—1792) был выходцем из Восточной Пруссии. Изучая в Тильзите ремесло фармацевта, он заведовал аптекой в Киеве, которую вскоре получил в собственность как приданое Екатерины Гейтер (Geither), ставшей его женой и матерью 8 сыновей и 4 дочерей. В 1779 г. он принял русское подданство, а подтвердив дворянство своих предков, происходивших из старинного шведского рода, по постановлению депутатского собрания в 1791 г. восстановил герб фамилии Бунге, внесенной в четвертую часть родословной книги Киевской губернии (Бунге, 1901). Согласно завещанию отца, старшие сыновья Иоганн Фридрих и Андрей (1766—1814) унаследовали аптеку и приняли обязанности по воспитанию и образованию младших братьев и сестер, многие из которых достигли выдающегося положения в обществе. Христиан (1776—1857) служил медиком Киевской Духовной академии, Христофор (1780—1860) — военный врач и ветеринар, обезвредивший эпидемические очаги сибирской язвы и чумы, стал впоследствии академиком медицины и проректором Московского университета. После смерти Андрея в 1814 г. его вдова (урожденная Елизавета Фурман) с тремя детьми — Фридрихом, Александром и Розалией переселилась в Лифляндию, в Дерпт. Старший сын — Фридрих Георг стал юристом, профессором Дерптского университета и историком остзейского гражданского права, а младший — Александр — будущий ботаник, родившийся 24 сентября 1803 г., по окончании Дерптской гимназии был вписан в матрикулы того же университета и закончил его 24 ноября 1825 г. со степенью доктора медицины, защитив диссертацию «De relatione methodi plantarun naturalis in vires vegetabilium medicinales» (Kober, 1893) (О применении дикорастущих растений как укрепляющих лекарственных средств).

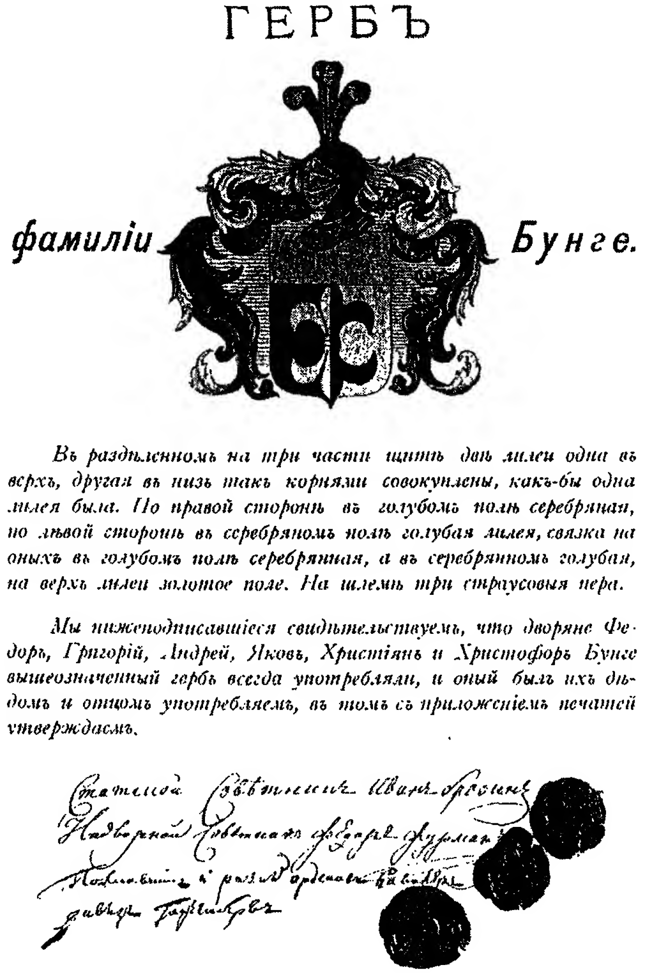
Дерптский (ныне Тартуский, Эстония) университет был основан императором Александром I в 1802 г. как средоточие просвещения Остзейского края (История..., 1983; Pistohlkors, 2002). Согласно Уставу 1803 г., кафедра «естественной истории вообще и ботаники в особенности» принадлежала философскому факультету, при нем же имелся натуральный кабинет и небольшой ботанический сад, впоследствии перенесенный на берег Эмбаха (Эмайыги). Преподавание ботаники обрело должную высоту лишь с назначением на профессорскую должность Карла Фридри-

Dr. Alexander Bunge
Collegienrath, ordentl. Prof. der Naturgeschichte
überhaupt und der Botanik insbesondere

Рис. 1. Александр Андреевич Бунге.

ха Ледебура в 1811 г. Блистательно завершая 130-летний период изучения русской флоры И. X. Буксбаумом, И. Г. Гмелином, А. Гильденштедтом и Ф. Маршаллом фон Биберштейном, он стал автором первой законченной «Flora rossica» (Т. 1—4, 1842—1853), получив на то предсмертное благословение самого П. С. Палласа в Берлине. Не меньшей заслугой Ледебура стало создание научной школы флористов-систематиков в Дерпте (после 1893 г. называемом Юрьевым), лидировавшей в России и заслужившей мировое признание. Свой первый крупный проект по изучению флоры Алтая, поддержанный правительством и получивший достаточное финансирование (10 тыс. рублей), профессор осуществлял с участием лучших своих учеников — Карла Мейера (впоследствии выдающегося ботаника, директора Императорского Ботанического сада в Петербурге) и Александра Бунге (коллежского асессора, 27 января 1826 г. назначенного уездным врачом Барнаульского округа Томской губернии).

9 марта 1826 г. Ледебур и его сотрудники прибыли в Барнаул, где планы экспедиции определились. Ледебур намеревался осмотреть окрестности Змеиногорска и Риддерска (ныне г. Лениногорск Восточно-Казахстанской обл., Республика Казах-



ГЕРБЪ

фамиліи Бунге.

Въ раздѣленномъ на три части щитѣ двѣ лилеи одна въ верхъ, другая въ низъ такъ корнями совокуплены, какъ-бы одна лилея была. По правой сторонѣ въ голубомъ полѣ серебряная, по лѣвой сторонѣ въ серебряномъ полѣ голубая лилея, связка на оныхъ въ голубомъ полѣ серебряная, а въ серебряномъ голубая, на верхъ лилеи золотое поле. На шлемѣ три страусовыя пера.

Мы нижеподписавшіеся свидѣтельствуемъ, что дворяне Федоръ, Григорій, Андрей, Яковъ, Христіанъ и Христофоръ Бунге вышеозначенный гербъ всегда употребляли, и оный былъ ихъ дѣдомъ и отцомъ употребляемъ, въ томъ съ приложеніемъ печатей утверждаемъ.

Статской Совѣтникъ Иванъ Фрезинъ
Надворной Совѣтникъ Федоръ Фурманъ
Полковникъ и разныхъ орденовъ кавалеръ
Давыдъ Гарниковъ

Рис. 2. Герб семьи Бунге.

стан), доктор Мейер следовал на юг, в Киргизские степи, а Бунге «было предложено отправиться от Змеиной горы на восток к отстоящей оттуда на 180 верст деревне Чечулихе и там дожидаться лучшего времени года, дабы взойти на вершину гор, а потом ехать к Чуе, к Телецкому озеру и, буде возможно, осмотреть также и Саянские горы» (Ледебур, 1827).

Отряд Бунге в составе 3 проводников и 2 лекарских учеников вышел 30 марта 1826 г. из Змеиногорска на северо-восток, в сторону Колывани, а 2 апреля добрался до долины р. Чарыша — левого притока Оби, проехав через деревни Чагыр и Усть-Тулатинскую, и прибыл в селение русских переселенцев Чечулиху. Отсюда Бунге больше месяца (4 апреля—11 мая) верхом и пешком совершал экскурсии, исследуя весеннюю флору, фауну насекомых, геологическое строение гор и быт кочевников-алтайцев. Его наблюдения составили значительную часть фундаментального труда «Путешествие по Алтайским горам и джунгарской Киргизской степи», изданного в Берлине (1830) и переведенного с немецкого с комментариями О. Вилкова и В. Завалишина (Ледебур и др., 1993). Отметим, что, исследуя верховья р. Урсула (левого притока Катуни), Бунге сумел верно определить, что высокий снежный хребет [Теректинский хр.] является водораздельным для Урсула и Катуни. Не менее замечательным фактом познания орографии малоизученной горной системы стало и его упоминание о высочайшей (4506 м над ур. м.) вершине Катунского хр. — г. Белухе.

Много интересных флористических находок Бунге сделал в Курайской и Чуйской степях, а тяготы пути к Телецкому оз. окупились созерцанием несравненных горных ущелий и водопадов. Снег, закрывший в августе перевалы, и высокий паводок препятствовали продвижению к Саянским горам, и 12 сентября Бунге возвратился в Змеиногорск, где встретился с Ледебуром. «Немаловажное составляет для меня удовольствие упомянуть здесь о моих сопутешественниках, что они поручения мною им данные исполнили с отличным успехом и ревностию. ⟨...⟩ При всех путешествиях имел я преимущественно в предмете исследование флоры обозреваемых нами стран, коих произведения с особой тщательностью были наблюдаемы и собираемы. Вообще найдено было не менее 1600 различных родов растений; в том числе от 400 до 500 новых, доныне вовсе неизвестных. ⟨...⟩Сколь мало доныне знали, какие растения вообще находятся на Алтае, на каких местах и на каком пространстве они произрастают; сколь же я почитаю себя ныне в состоянии издать Алтайскую Флору (Flora Altaica) с некоторым совершенством. Вместе с тем обращал я особенное внимание на точное исследование географического положения сей страны; то же самое советовал я делать и моим помощникам» (Ледебур, 1827 : 273—274).

Географический базис полевой работы флориста, прочно усвоенный учениками Ледебура, станет впоследствии фундаментом дерптской школы ботанической систематики. Следует также пояснить, что инструментальный способ определения высоты земной поверхности, которым пользовались Ледебур и Бунге, связан с усовершенствованием в 1815 г. ртутного барометра дерптским физиком Фридрихом Парротом (1791—1841), который испытал его при восхождении на гору Казбек (1811), в Альпы и Пиренеи (1821) и на Арарат (1829). Этот инструмент применялся в геодезии почти на протяжении всего XIX в., был точен, но хрупок. Один прибор разбился в пути — «поелику из взятых с собой дорожных барометров привезены в Барнаул в целости только два, то один из них я удержал у себя, а другой отдал доктору фон Бунге; потому что мы оба имели намерение путешествовать по горам. Посему я на всем моем путешествии всюду производил измерения высот; доктор Бунге делал то же самое дотоле, пока барометр его находился в целости» (Ледебур, 1827 : 275). Все полевые барометрические измерения были проверены и пересчитаны самим Парротом в Дерпте (Ледебур и др., 1993).

Итак, сохранив универсальность программы изучения «трех царств природы» и этнографии, завещанной инструментами академических экспедиций XVIII в., методический аппарат науки нового столетия требовал иного качества специализации от исследователя, а также точности измерений, в данном случае высотного распределения организмов и растительных формаций.[1] Структуру народонаселения и состояние экономики края участники экспедиции представили с помощью статистических выкладок, разрабатываемых социальными науками. Оставив за собой публикацию ботанических материалов, Ледебур передал остальные соответствующим специалистам — минералогу С. М. Энгельгардту, зоологу Э. И. Эйхвальду и др. Оценивая общий итог путешествия, Ледебур писал: «привезенные для Университета собрания суть следующие: 1) гербарий алтайской флоры, из 1600 родов (т. е. видов) состоящий; 2) 241 живых растений; 3) 1341 род семян, которые отчасти прежде присланы в университет, частию привезены мною; 4) 700 различных родов животных; 5) медный смарагд и некоторые другие минералы; 6) древности из чудских могил, из коих 43 штуки собрал я для музея» (Ледебур, 1827 : 278). А пока в далеком Дерпте разбирали коллекции, Бунге продолжал служить на Алтае, став 15 ноября 1826 г. врачом Колывано-Воскресенских заводов кабинета Е. В., работая сначала в Барнаульском, а затем в Змеиногорском госпиталях. Крепкое здоровье и бодрость молодого киевлянина сочетались с душевной гармонией, а отзывчивость и благожелательное отношение к людям позволяли Бунге ладить и с кочующими киргизами, и с оседлыми алтайскими староверами. Продолжая заочное сотрудничество с Ледебуром в создании «Flora Altaica», Бунге увлеченно определял растения, порой совершая оплошности — собранный в 1826 г. на Алтае *Atriplex pedunculata* L. он описал как новый род из семейства Крестоцветных, а род *Tetradiclis* Stev. неверно причислил к сем. *Crassulaceae* (в настоящее время он относится к сем. *Tetradiclidaceae* (Engl.) Takht. порядка *Rutales*). Разумно извлекая полезный опыт из ошибок, он относился к своим промахам юмористически, вспоминая о них как о «ботаническом анекдоте» (Bunge, 1842).

---

[1] Петербургские академики К. А. Триниус и Г. Г. Бонгард, рецензируя одно из сочинсний, выдвинутое на соискание Демидовской премии, сочли серьезным недостатком работы отсутствие точных количественных характеристик: «простая поименная роспись замеченных во время путешествия прозябений, конечно, не имеет большого ученого достоинства, потому что в ней не обозначены высоты, местонахождения, количество и распространение» растений. Журнал Министерства народного просвещения (далее — ЖМНП). 1834. Ч. 3. С. 85—86.

Обрабатывая материалы экспедиции, Бунге предпринял дополнительные полевые изыскания: летом 1827 г. побывал на Салаире, в 1828 г. посетил Холзунский хр., в 1829 г. поднялся к истокам Катуни, в 1830 г. путешествовал по Иртышу. Страсть к познанию природы Алтая сблизила его с Ф. В. Геблером (1782—1850) — инспектором по медицинской части Колывано-Воскресенских заводов, неутомимым натуралистом и исследователем высокогорий, основателем (совместно с П. К. Фроловым) богатейшего музея естественной истории в Барнауле (Рафинко, 1990).[2]

Взлетом научной карьеры Бунге обязан Александру Гумбольдту, путешествовавшему по Алтаю в 1829 г. Прославленный географ рекомендовал молодого исследователя президенту Петербургской Академии наук графу С. С. Уварову. 7 января 1830 г. указом Николая I из Государственного казначейства было выделено 13 тыс. руб. на поездку «двух ученых» в составе Русской духовной миссии в Пекин. 28 апреля 1830 г. Бунге был приглашен на академическую службу в качестве натуралиста Китайской экспедиции вместе с астрономом Е. Н. Фусом, которому поручались географические, магнитные и гипсометрические измерения. Караван русской миссии под началом полковника М. В. Ладыженского в августе 1830 г. выехал в Китай через Кяхту, в середине сентября был в Урге (современной столице Монголии Улан-Баторе), а 17 ноября 1830 г. прибыл в Пекин. Впоследствии Бунге отмечал эту годовщину как важнейшую в своей жизни. В окрестностях Пекина Бунге собрал около 450 видов растений. Находки и топонимы его китайских маршрутов прокомментировал Э. В. Бретшнейдер (Bretschneider, 1898).

Бунге дал очерк природы величайшей пустыни Азии — Гоби, а нивелировка рельефа, выполненная совместно с Фусом, опровергла гипотетическое представление о Гоби как о возвышенном нагорье и доказала преобладание равнинного характера пустыни, лежащей на средних высотах 900—1200 м над ур. м. с обширной солончаковой депрессией в средней части. Обработку ботанических материалов

---

[2] В Петербургском филиале Архива РАН хранится 137 писем Геблера к Бунге (Фонд 66. Опись 2. Д. 25—30).

Бунге частично проводил в Иркутске, жалуясь на скудость имевшихся под рукой научных пособий. Число возможных ошибок преуменьшила дружеская помощь Н. С. Турчанинова — крупного чиновника губернской администрации и одновременно выдающегося исследователя флоры Восточной Сибири. Он занимался ботаникой приватно, энергично обмениваясь образцами с крупнейшими коллекционерами и гербариями мира. Турчанинов оставался и годы спустя преданным корреспондентом Бунге (Камелин, Сытин, 1997). С 3 июня 1832 г. по поручению Петербургской Академии наук Бунге вновь исследовал Восточный Алтай (истоки рек Чуи, Чулышмана и Башкауза), где нашел 366 видов растений, из них 57 оказались новыми для Алтая, а 27 — неизвестными науке, и Бунге их описал впервые. О представленном в Петербургскую Академию наук сочинении «Verzeichniss der im Jahre 1832 im östlichen Theile das Altai-Gebirges gesammelten Pflanzen» на заседании конференции 13 февраля 1835 г. с большой похвалой отозвался академик Карл Бернхардт фон Триниус. Оно было опубликовано в том же 1835 г. в академических «Mèmoires...», но появилось и отдельным изданием в 1836 г. В период интенсивного изучения флоры азиатских степей и пустынь, когда новые виды растений описывались сотнями, эта издательская практика использовалась в состязаниях за первенство с коллегами — Г. С. Карелиным, в 1830-е годы исследовавшим берега Каспийского моря, Джунгарию и Семиречье, и конечно, Ф. Б. Фишером — директором Императорского Ботанического сада в Петербурге, в 1842—1844 гг. командировавшего А. И. Шренка в качестве коллектора растений в Восточную Джунгарию. Это обстоятельство следует учитывать составителям библиографии трудов Бунге, так как точная датировка выхода оттисков, журнальных публикаций и отдельных изданий важна для установления приоритета действительного обнародования таксонов.

Вернувшись 8 декабря 1832 г. в Барнаул, Бунге вскоре уехал с отчетом в Петербург и покинул Алтай навсегда, так как 25 июля 1833 г. получил новое назначение в качестве экстраординарного профессора ботаники в Казанский университет, где он «читал ботанику по собственным запискам (3 ч) сверх сего будет занимать студентов практическими упражнениями в ботанике», — оповещала официальная сводка. Из нее же мы узнаем, что маститый Ледебур строил свой курс по руководствам Декандоля,[3] Бартлинга[4] и др. (6 ч). Там же, в Дерпте, на медицинском отделении читал в то время курс «кандидат Траутфеттер — о лекарственных растениях России, по сочинению г-на лейб-медика Виллье[5]» (ЖМНП. 1835. Вып. 11. С. 310). В 1833 г. Бунге и К. А. Мейер стали членами-корреспондентами Петербургской Академии наук.

Из города на Волге Бунге совершал поездки в южную часть Саратовской и северную часть Астраханской губерний. Здесь же, в Казани, от брака с Вильгельминой Шрейбер у него родились дочери Мария (1834) и Минна (1836).

Проработав менее 3 лет в Казани, Бунге снова меняет место службы, на этот раз окончательно возвратясь в Дерпт. Профессор Ледебур, уходя в отставку, настоятельно рекомендовал его как преемника, надеясь поручить ему не только педагогические обязанности, но и руководство Ботаническим садом. 22 февраля 1836 г. Бунге переводят ординарным профессором в Дерптский университет. С этого времени Бунге заботится о пополнении живой коллекции Сада, а также редактирует ежегодные выпуски «Delectus seminum quae in horto botanico Dorpatensi...» (1837—1843), где впервые им обнародованы диагнозы новоописанных видов, например *Astragalus brachybotrys* Bunge и *A. lasiopetalus* Bunge (оба в 1839 г., по сборам одного из самых загадочных сибирских коллекторов Афанасия (?) Политова), а также 7 новых видов *Calligonum* L.; в 1840 г. — 29 видов *Echinospermum* Lehm.; в 1842 г. — 5 видов *Chamaerhodos* Bunge. Новые роды *Barysoma* Bunge, *Cithareloma* Bunge, *Eremodaucus* Bunge, *Kirilowia* Bunge, *Lachnoloma* Bunge, *Pachypterygium* Bunge, *Polytaxis* Bunge впервые действительно обнародованы именно в этом издании, придав немногим сохранившимся экземплярам «Delectus...» ценность раритетов. Кроме того, Бунге осуществил перевод с французского на немецкий с многочисленными дополнениями «Введение в изучение ботаники» Альфонса Декандоля, изданный в 1838 г. в Лейпциге (Ср. русский перевод этой книги И. О. Шиховского — 1837—1838. Т. 1—2). Он читал общий курс ботаники в одном семестре (по 5 ч в течение 6 недель) и вел практические занятия каждый семестр. Кроме того, подготовил ряд специальных курсов, в том числе особенно популярный — курс лифляндской флоры, список которой он обогатил собственными находками, экскурсируя в 1840—1850 гг. по прибалтийским территориям, что нашло отражение во втором издании сводки И. Флейшера (Fleischer J. G. Flora von Esth-, Liv-, und Kurland. Mitau und Leipzig, 1853).

---

[3] Декандоль Огюст Пирам (Candolle, Augustin Pyramus de; 1778—1841). Наибольшее влияние на развитие ботаники в начале XIX в. оказали его «Theorie elementaire de botanique» (1813), «Organographie végétale» (1827), «Physiologie végétale» (1832).

[4] Бартлинг Фридрих (Bartling Friedrich Gottlieb; 1798—1875) — профессор и директор Ботанического сада Геттингенского университета, исследователь флоры Адриатического побережья. Основное теоретическое сочинение «Ordines naturales plantarum» (1830).

[5] Виллье Яков Васильевич (Wylie Jack; 1765—1854) — лейб-медик Александра I, военный врач и крупный организатор медицинской службы в России, его руководство «Pharmacopaea castrenis Ruthenica» (1808) выдержало 4 переиздания.

С 1840 г. Бунге начал чтение курса фармацевтической ботаники (1 семестр), а с 1848 г. — курса сельскохозяйственной ботаники. Эти курсы были рассчитаны на практические надобности. Выпускники Дерпта становились просвещенными любителями ботаники и флористами. Владельцами незаурядных частных гербариев были аптекарь Р. Леберт, медики О. Думберг, П. и Т. Лакшевичи, Э. Ф. Зенгбуш. В числе профессиональных ботаников, учившихся у Бунге, были К. И. Максимович, Ф. Б. Шмидт, Т. Бинерт, П. П. Глен, К. Е. Мерклин, Э. Руссов, И. Г. Клинге, К. Ю. Винклер, Л. Ф. Грунер. Многие из них стали затем штатными сотрудниками Императорского Ботанического сада в С.-Петербурге.

От второго брака с Елизаветой фон Пистолькорс (Pistohlkors) у Бунге в Дерпте родились сыновья Владимир (1842—1895) и Густав (1844—1920). Младший сын, до конца жизни работавший в Базеле (Швейцария), был физиологом, химиком и известен неовиталистическими взглядами.

С годами Дерпт подтверждал авторитет признанного ботанического центра, куда стекались коллекции растений из отдаленных стран, в том числе из Средней Азии, флора которой была еще совершенно не изучена. Начало этому положило собрание растений А. Шренка из Джунгарии. Но наиболее богатой новыми для науки растениями стала коллекция Александра Адольфовича Лемана (1814—1842), уроженца Дерпта и кандидата философии Дерптского университета. Смерть настигла 28-летнего путешественника в Симбирске при возвращении из Бухары.

Письма, дневники, коллекции Лемана были доставлены его руководителям. Об остроте соперничества за обладание бесценными материалами между претендентами можно судить по предостережению друга Лемана — доктора Розенберга, убеждавшего К. Бэра отстоять рукописи для Петербургской Академии наук: «Надо бояться больше всего официального вмешательства с двух сторон, во-первых, со стороны Ф[ишера],[6] и, во-вторых, со стороны Ханыкова. Я заклинаю вас, господин статский советник, памяти дорогого друга, противостойте вы решительно таким попыткам, и не выпускайте ничего из своих рук» (Соловьев, 1933: 196).

---

[6] Фишер Федор Богданович (Fischer Friedrich Ernst Ludwig von; 1782—1854) — ботаник, директор Императорского Ботанического сада в Петербурге.

Бэр взял на себя публикацию дневников Лемана (в соавторстве с геологом Г. П. Гельмерсеном) и обработку зоологических материалов (совместно с Ф. Ф. Брандтом). Гербарий же перешел в распоряжение Бунге. Его успешная обработка обширных коллекций Лемана легла в основу познания флоры Средней Азии. Сочинения «Vorläufige Nachricht über die hinterlassenen Sammlungen von Alex. Lehmann» (1843), «Alexadri Lehmann reliquiae botanicae» (1847), а также «Beitrag zur Kenntniss der Flor Russlands und der Steppen Central-Asiens» (1852)[7] остаются важнейшими сочинениями, где описано более 2 тыс. видов, в том числе 159 новых видов и 11 новых родов растений: *Streptoloma* Bunge, *Octoceras* Bunge, *Ammothamnus* Bunge, *Hyalolaena* Bunge и др. В честь Лемана Бунге назвал род *Alexandra lehmannii* Bunge (*Chenopodiaceae*), а также около 30 видов (*Astragalus lehmannianus* Bunge и др.).

Обрабатывая лемановские материалы, Бунге обратил внимание на сходство растений, собранных Карелиным, Кириловым, Шренком, и пришел к выводу, что вся страна от Прикаспийской низменности до верховьев Иртыша относится к единой флористической фитохории.

В 1851 г. Бунге в шестой раз стал отцом — у него родился сын Александр (1851—1930) — будущий зоолог и исследователь Арктики, именем которого названы Земля Бунге на о-ве Котельный в архипелаге Новосибирских островов, о-в Бунге в Карском море, гора, ледник, озеро, плоскогорье и река на Шпицбергене и еще целый ряд географических пунктов.

30 мая 1851 г. группа лиц из Дерптского университета предложила Лифляндскому экономическому обществу организовать при нем отделение для всестороннего научного изучения Прибалтийского края в отношении природы и климата. 4 апреля 1853 г. устав общества был утвержден, а 28 сентября состоялось первое заседание Дерптского общества естествоиспытателей, президентом избран К. Э. фон Липгарт, а Бунге вошел в Совет одним из членов (Конго, 1987).

19 декабря 1857 г. Бунге и его помощник Теофил Бинерт стали участниками Хорасанской экспедиции, снаряженной Русским географическим обществом под руководством Н. В. Ханыкова в центральную часть Иранского нагорья (Сытин, 2000).

Естествоиспытатели экспедиции Бунге и Бинерт, магистр А. Ф. Гебель, зоолог граф А. А. Кайзерлинг «занимались собиранием ботанических, зоологических и геогностических коллекций и с этой целью, не ограничиваясь местностию пройденного пути, предпринимали еще частые экскурсии в горы, окаймляющие долину, по которой проходит дорога» (Отчет Хорасанской экспедиции. Вестник ИРГО. 1860. Ч. 28. С. 16). Участники Хорасанской экспедиции не создали обобщающей сводки наблюдений, но, возможно, результативнее прочих был маршрут из Герата в Тебес и обратно (через Бирджанд), совершенный с 1 (13) октября по 18 (30) ноября 1858 г., в котором сам Бунге, возглавив большой отряд, сосредоточил действия сотрудников на общей задаче, отвечавшей его представлениям о целесообразности. «Краткие, но изумительно выразительные» (Васильченко, 1959: 417) дневниковые заметки воссоздают эпизоды путешествия.

---

[7] Датой публикации работы Бунге «Beitrag zur Kenntniss der Flor Russlands und der Steppen Central-Asiens. St. Petersburg», вышедшей отдельным изданием, следует считать 1852 г. (См.: Кирпичников М. Э. О дате публикации одной важной работы А. А. Бунге // Бот. журн. 1965. Т. 50. С. 728—729). Она принята F. A. Stafleu et R. S. Cowan Taxonomic literature. 1976. Vol. 1. A-G. Utrect. P. 408—409.

Оазис Тебес, лежавший в глубокой котловине, поразил контрастом с почти лишенными растений нагорьями, по которым проехал отряд: «Роскошная растительность некоторых мест долины Тебеса, большое богатство пальмовых и померанцевых деревьев обусловливается не только значительно меньшим возвышением этого места, в сравнении с другими соседними (760 англ. футов), но и преимущественно распределением горных хребтов» (ВРГО. 1860. № 3. С. 162), — писал Ленц, привлекая ботанические данные в геоморфологическом описании профиля от Герата до Тебеса. Бунге, участвовавший в этих работах, обращал особое внимание на распространение финиковой пальмы — эмблемы особого типа климата в свете идей А. Гумбольдта и развития их в учении о взаимосвязи рельефа, климата и растительности А. Гризебаха. Взаимодействие усилий оправдало себя: «Если сравнить карту Бунге с предыдущими картами внутренних районов Хорасана, то нетрудно заметить, сколь важны те исправления, которые внес Бунге в изображения поверхности этих областей», — оценивал результат Ханыков (С. 121). «Пробыв в отсутствии полных семь недель, мы прибыли в Герат 18 (30) ноября (день годовщины моего въезда в Пекин в 1830 г.). — заключает Бунге. — Добыча растений была невелика, но при том мы собрали более 70 видов, недостававших нам еще» (С. 124).

Третий, предварительный отчет Бунге, или, его словами, «общий систематико-географический обзор моей ботанической добычи», подводит некоторый итог флористическим спискам и анализирует их состав. Общее число цветковых растений составляло 2000 видов. «Явнобрачные принадлежат к более 100 семействам, из которых только 15 однодольных с 250 видами, следовательно, отношение 7 : 1». Сравнивая хорасанскую и мазандеранскую флоры, Бунге выделил в них присутствие 2 семейств — *Sapindaceae* и *Mimosaceae*, не встречающихся в Европе. Интересно, что Бунге отметил и ряд «европейских семейств», не замеченных им во флоре Хорасана (*Nymphaeaceae*, *Balsaminaceae*, *Lobeliaceae*, *Vacciniaceae* и др.). Бунге перечисляет 17 богатейших по числу видов семейств *Compositae* — 270, *Leguminosae* — 265, *Cruciferae* — 165, *Labiatae* — 115, *Gramineae* — 105, *Caryophyllaceae* — 90, *Boraginaceae* — 85, *Chenopodiaceae* — 80, *Umbelliferae* — 75.

Выделение ряда первенствующих семейств интересно как ранняя попытка анализа количественного состава локальной флоры, отражающая ее таксономическое и географическое своеобразие: «В этом порядке, столь отступающем от других растительных местностей, характер флоры Хорасана ясно высказывается. Мы видим, что бобовые растения первенствуют в этой флоре почти наравне с сложноцветными; это происходит особенно вследствие преобладания рода *Astragalus* (более 150 видов); к которому относится более половины всех видов этого семейства» (С. 150). Как господствующему роду Бунге уделяет астрагалам особое внимание. Так, в селении Сершах (Серричах) караван находился с 8 (20) до 20 марта (1 апреля) 1859 г. «Мы были поражены сходством здешней весенней флоры, особенно однолетних растений, с флорой Арало-Каспийской котловины. Только некоторые из найденных видов растений чужды Арало-Каспийской местности, а именно многолетние кустарниковые растения» (Вестник Русского Географического общества (далее — ВРГО). 1860. № 2. С. 132—133). Среди перечисленных 60 видов растений названы следующие астрагалы: «*Astragalus oxyglottis*, *A. ammophillus*, *A. tribulloides*, *A. lehmanii* (не доставало совсем *Tragacantha*, столь частых на западе)». Около 85 новых видов астрагалов Бунге опишет вскоре по собранным в Персии материалам. Сведения о местонахождении многих растений, найденных Бунге, использовал для своей «Flora orientalis» (1867—1881) Эдмон Буассье.

Между тем впереди был один из самых трудных переходов через пустыню Деште-Лут, или, как ее называл Бунге, «Лют или Керманская пустыня» (ВРГО. 1860.

№ 2. С. 134—135). Зато оазис Хаббис поразил резким переходом к изобилию после бесплодной пустынной местности, здесь росло около 100 тысяч «женских плодоносных пальмовых дерев».

Опередив основной отряд, Бунге и Бинерт добрались до Тегерана и 12 дней находились в загородной резиденции русской миссии Зергендэ. Далее их путь лежал через Иранский Азербайджан: «Передав наши коллекции для пересылки в Тифлис, мы 2 (14) июня оставили Зергендэ и на 8-й день верховою почтою достигли Тавриса (Тебриза): „В продолжение этого быстрого путешествия чрез страны чрезвычайно богатые растениями и содержащие много нового, г. Бинерт с большим старанием собирал экземпляры растений. Одержимый лихорадкою и сильными ревматизмами, я, к сожалению, мало мог помогать ему” (ВРГО. 1860. № 2. С. 146). 15 (27) июня, переправившись через Аракс, счастливо вступили опять на родную землю». По возвращении из Персии в Дерпт Бунге навестил в Петербурге К. Бэра (Переписка..., 1970).

Бунге обладал редкой выносливостью, позволившей ему в 55-летнем возрасте, преодолевая недуги, совершать длительные переходы верхом по безжизненным нагорьям Персии, и долголетием для подведения итогов и осмысления материалов, собранных не только им самим, его современниками, но и позднейшими исследователями — Н. А. Северцевым, П. П. Семеновым-Тян-Шанским, А. П. и О. А. Федченко.

Вернувшись в Дерпт, Бунге энергично приступил к обработке ведущих родов аридных областей Евразии. В 1862 г. была опубликована монография «Anabasearum revisio», посвященная Джозефу Дальтону Гукеру. В ней Бунге определил объем трибы и разработал существенные признаки, позволившие различать роды, среди которых он установил 4 новых, в том числе *Petrosimonia*, названную в честь Петра Симона Палласа. Бунге использовал таблицы, классифицировал ареалы и показал в виде генеалогического древа свое понимание системы рода, что явилось одной из первых попыток в русской литературе графического выражения филетической эволюции.

В 1865 г. увидела свет монография рода *Cousinia* (*Compositae*), аннотация которой имеется в отчете за 1866 г. опубликованном в «Записках Академии наук» (Т. 9. Кн. 1): «Для систематической ботаники весьма важно сочинение нашего члена-корреспондента, профессора Дерптского ун-та А. А. Бунге „Обозрение видов *Cousinia*”. До 1830 г. было известно только 10 видов этого истинно восточного, среднеазиатского рода. В сочинении же г. Бунге описано в 23 отделениях 126 видов, из которых 26 открыты самим автором во время путешествия его в Персии в 1858 и 1859 гг.». Не слишком естественная система рода *Cousinia*, предложенная Бунге, в настоящее время представляет лишь исторический интерес, тогда как конструкция системы рода *Astragalus* (Bunge, 1868, 1869) успешно прошла проверку временем. Она была принята с небольшими изменениями Н. Ф. Гончаровым в 12-м томе «Флоры СССР» (1946). Многие секции и подроды *Astragalus* продолжают оставаться естественными группами и включение в них неизвестных ранее науке видов не разрушает их целостности. Следовательно, эта система прогностична, хотя со времен Бунге число известных видов астрагалов утроилось, приближаясь к 3 тыс.

Представив монографию об астрагалах Старого Света (1868—1869) на суд петербургских коллег, Бунге присовокупил к рукописи гербарий и альбом препаратов генеративных частей астрагалов. Выписка из протокола заседания Академии наук позволяет узнать ряд интересных подробностей об этом труде Бунге: «§ 232. Заседание 3 октября 1867. Академик Рупрехт представил и предложил напечатать в мемуарах АН написанную членом-корреспондентом, проф. А. А. Бунге монографию рода *Astragalus*. Причем Рупрехт объяснил, что этот важный труд есть плод нескольких лет усердных занятий ученого автора. Растения из рода *Astragalus* изобилуют в Малой Азии, Персии, Закавказье, Южной Сибири, а потому русские ботаники особенно интересовались изучением их. Знаменитый Паллас издал в 1800 г. первое отдельное сочинение о них с 90 таблицами и с описаниями 116 видов, но между ними помещено немало принадлежащих к роду *Oxytropis*, отделенным в 1802 г. в „Astragalogia..." Декандоля, в которой находим 151 вид *Astragalus* и *Phaca*. Штейдель насчитывал в 1841 г. до 336 видов, между которыми 42 американских. Стевен разделил в 1832 г. *Astragalus* 21 род и собрал уже более 500 видов (до 1856), но по преклонности лет отказался от издания предпринятой им монографии. Ф. Б. Фишер в 1853 г. описал 175 видов из отдела *Tragacantha*. Из мемуара А. А. Бунге видно, что ему известны 964 вида *Astragalus* и в числе их 260 новых. Они все принадлежат Старому Свету. Американские же представители *Astragalus*, приблизительно до 200, редкие в европейских музеях, оставлены автором в стороне. При таком возрастании числа видов в этом роде растений трудности их изучения до того увеличились, что необходимым оказалось приложить к ним аналитический прием, впервые введенный Ламарком. Результаты исследований, произведенные с большой тщательностью проф. Бунге в этом направлении, составляют содержание представленной ныне части сочинения, которая образует собою как бы отдельное целое. Автор не признал необходимым приложить к ней рисунки, но вместо того он приготовил атлас анализов отдельных частей in natura цветка и плода каждого вида; этот атлас, представленный г. Рупрехтом отдельно, будет достоянием нашего ботанического музея, где каждый интересующийся предметом будет иметь возможность изучать самые оригиналы, на которых основывается все изложенное в монографии ученого автора». ⟨...⟩

§ 276. № XVI. Заседание 17 октября 1867. Атлас анализов растений, исполненных в натуре, следующий к печатаемому в «Мемуарах» Академии сочинения проф. Дерптского университета А. А. Бунге о роде *Astragalus*, было бы затруднительно издавать в рисунках по причине значительных издержек, с которыми было бы сопряжено издание 90 таблиц, в коих поместились бы эти анализы, а между тем, было бы желательно, чтобы сказанный атлас сделался доступным для всех, желающих подробно изучать означенные анализы. Г. Рупрехт обращался к г. Бунге с предложениями об уступке этого атласа ботаническому музею Академии, на что г. Бунге изъявил свое согласие с тем, чтобы ему было уплачено за оный 300 руб. Находя эту цену умеренной, г. Рупрехт просит о приобретении атласа для ботанического музея. — «Одобрено и положено просить за переданный им Академии атлас анализов рода *Astragalus* 300 рублей, с отнесением сего расхода на счет сумм, назначенных для Ботанического музея». (Протоколы заседаний общего собрания Императорской Академии наук за 1867 г. (без пагинации)).

Работа с уникальной коллекцией тонких препаратов цветков астрагалов (хранящихся в гербарии БИН) чрезвычайно поучительна. Кроме того, что она предоставляет возможность сравнения с типовыми образцами, она помогает ориентироваться в многообразии одного из самых полиморфных родов, оценить степень оригинальности той или иной группы, и наконец, позволяет прикоснуться к сути аналитического метода Бунге, располагавшего ряды препарированных венчиков в параллельные блоки, что вызывает аналогию с периодическим законом его современника Д. И. Менделеева. Правомерность этой ассоциации подтверждает прогностичность системы Бунге и гибкость ее конструкции, позволяющей встраивать новые элементы без ущерба ее целостности. Более того, рискнем утверждать, что последовательность выстраиваемых в ряды видов, ограничивающих надвидовые агрегации, видится нам предварением идеи гомологических рядов Н. И. Вавилова, а наблюдения над характером морфологической изменчивости частей цветка вне вегетативной сферы растения как бы предвосхищают мысли А. А. Любищева о номогенезе. Однако подобный ретроспективный взгляд, объективно утверждая потенциальную информативную значимость уникальной коллекции для будущего, грешит субъективизмом в отношении мировоззрения ученого XIX в.

Однако поразительным достижением Бунге стала система рода *Astragalus*, где опыт и воображение исследователя слились воедино, достигнув поистине трансцендентальной прозорливости, и где ему удалось в умозрительной схеме приблизиться к природному феномену. Любопытно, что типологическое мышление и поразительная интуиция Бунге иногда противоречили его же собственной рассудочной практике систематика. Вопреки сформулированным им диагностическим отличиям секций, он иногда засорял их «лишними» видами, тем самым неизбежно размывая им же установленные естественные границы. Слава выдающегося систематика, заслуженная созданием монографий об *Astragalus* и *Oxytropis*, утвердилась за Бунге исследованиями семейства Маревых, где не только создана первая полная система сем. *Chenopodiaceae*, но и впервые представлена эволюционная картина ее становления и преобразований в связи с условиями среды обитания, осваиваемой маревыми на разных континентах. В итоговой монографии «Pflanzengeographische Betrachtungen über die Familie der Chenopodiaceen» (1880) (Ботанико-географические размышления над семейством *Chenopodiaceae*) Бунге впервые показал, что семейство, включающее 71 род и 551 вид, базируясь на разных континентах в виде анцестральной группы, развивавшейся в основном на литоралях, в то же время абсолютно самобытно осваивало внутренние области разных континентов, где в этом случае развивались совершенно разные группы. Эта идея стала выдающимся достижением в области исторической географии растений. Бунге выделил 10 автохтонно развивавшихся центров эволюции маревых на территории земного шара: 1 — Австралия, 2 — Южная Америка, 3 — Северная Америка, 4 — западная часть Средиземного моря, 5 — восточная часть Средиземного моря, 6 — Южная Африка, 7 — бассейн Красного моря, 8 — прикаспийская часть Закавказья, 9 — соленые степи Центральной Азии, 10 — Восточная Азия. Соленые степи Центральной Азии Бунге делит на: а) Персию, б) Афганистан, в) арало-каспийскую котловину, г) джунгарско-туркестанскую область. Бунге доказывает, что лишь немногие формы маревых в них связаны друг с другом, в то время как для каждого центра характерно развитие оригинальных морфотипов семейств, причем совершенно очевидно возникновение их в течение разного времени. Эти мысли повлияли на создателя флорогенетического метода анализа флор А. Энглера. Он неоднократно цитирует труды Бунге в своих работах начиная со 2-го тома классической сводки «Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode» (1882; Bd 2) (Опыт истории развития растительного мира, в особенности флористических областей со времен третичного периода) и особенно в сводке по древнексерофитным элементам флоры Земли. В 1-м же томе (1879) Энглер широко использовал данные других монографий Бунге. В своих трудах Бунге разработал основу для становления географо-морфологического метода систематики, показав возникновение видов из географических рас. Более того, он несомненно стоял у истоков представлений о рядах замещающих друг друга в пространстве видов, свидетельствующих об их разновозрастности. Здесь он вместе с А. Кернером, А. Энглером, К. Максимовичем стал предшественником воззрений Р. Веттштейна, С. И. Коржинского и В. Л. Комарова.

31 декабря 1867 г. Бунге ушел в отставку. Он занялся исследованиями трудных для систематики групп растений, итогом чего стали монографии о представителях рода *Heliotropium* (1869), семейства *Chenopodiaceae* (1878, 1879, 1880), *Acantholimon* (1872), губоцветных (1873), *Oxytropis* (1874) и др. Свой огромный, богатый типами гербарий Бунге надеялся передать России, но невозможность найти средства на его приобретение, вынудило продать его Э. Коссону (Cosson, Ernest Saint-Charles; 1819—1889) во Францию. Ныне он находится в Национальном музее естественной истории в Париже (P), но многие листы хранятся в БИН РАН.

Великий русский исследователь Азии, ботаник А. А. Бунге умер 6 июля 1890 г. в своем имении Метлику (Эстония) и похоронен в Тарту на кладбище Маарья-Яани.

В честь Бунге назван род растений *Bungea* C. A. Mey. (*Scrophulariaceae*) и множество видов растений, а деятельность его получила высокое признание современников — он был лауреатом Декандоллевской и Бэровской премий, почетным членом Российской Академии наук, Линнеевского и Лондонского Королевского научных обществ. Потомки в долгу перед памятью этого выдающегося ученого, и наследие его нуждается в освоении и осмыслении.

Благодарности

Автор признателен Р. В. Камелину за критический просмотр рукописи, обогативший статью рядом существенных дополнений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бунге А. А. Отчет г. Бунге, Отчеты о действиях Хорасанской экспедиции г. Бунге // Вестн. импер. рус. Геогр. об-ва. 1859. Ч. 25. С. 89—100.

Бунге А. А. Второй отчет г. Бунге. Путешествие из Херата в Тебес и обратно через Биржанд в Херат. Отчет о действиях хорасанской экспедиции г. Бунге // Вестн. импер. рус. Геогр. об-ва. Ч. 28. № 2. С. 79—124.

Бунге А. А. Третий предварительный отчет г. Бунге. О ботанических исследованиях во время Хорасанской экспедиции. Отчет о действиях Хорасанской экспедиции г. Бунге // Вестн. импер. рус. Геогр. об-ва. 1860. Ч. 28. № 2. С. 125—150.

[*Бунге Н.*]. Исторические сведения о семье Бунге в России. Киев, 1901. 20 с.

Буш Н. А. Александр Андреевич Бунге // Биографический словарь профессоров и преподавателей императорского Юрьевского, бывшего Дерптского университета за сто лет его существования (1802—1902). Юрьев, 1909. С. 350—354.

Васильченко И. Т. К столетию Ирано-Афганской («Хорасанской») экспедиции Русского географического общества // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 3. С. 415—418.

История Тартуского университета (1632—1982) / Под ред. проф. К. Сийливаска. Таллин, 1983. 222 с.

Камелин Р. В., Сытин А. К. Николай Степанович Турчанинов (к 200-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 123—137.

Конго Л. История исследовательских работ по естественным наукам в Эстонии в период до 1917 г. Таллин, 1987. 260 с.

Ледебур К. Л. Отчет, представленный Совету Императорского Дерптского университета Ординарным оного Профессором Статским советником Ледебуром, 19-го марта 1827 года, о предпринимманном им с высшего разрешения в 1826 году ученом путешествии по Алтайским горам // Записки, издаваемые от департамента народного просвещения. СПб., 1827. Кн. 2. С. 254—278.

Ледебур К. Ф., Бунге А. А., Мейер К. А. Путешествие по Алтайским горам и джунгарской Киргизской степи. Новосибирск, 1993. С. 157—217.

Переписка Карла Бэра по проблемам географии. Л., 1970. 342 с.

Петухов Е. В. Императорский Юрьевский, бывший Дерптский университет за сто лет его существования. СПб., 1902. 412 с.

Рафинко Л. С. Доктор А. А. Бунге на Алтае // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. Истории, филологии и философии. 1990. Вып. 1. С. 52—57.

Соловьев М. М. Ученая экспедиция в Бухару в 1841—1842 годах при участии натуралиста Александра Лемана. М.; Л., 1933.

Сытин А. К. Коллекция астрагалов Теофила Бинерта // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 29—34.

Сытин А. К. Ботаник Александр Бунге. К 200-летию со дня рождения // Природа. 2003. № 11. С. 93—95.

Bretschneider E. History of european botanical discoveries in China. 1898. Vol. 1—2. 1898 p.

Bunge A. Ueber zwei, bisher zur Familie der *Cruciferae* gezogene, zu anderen Familien gehörige Gattungen // Linnaea. 1842. Bd 16. S. 98—112.

Bunge A. Generis astragali species gerontogeae. Pars prior // Mém. Acad. Impér. Sci. St.-Pétersbourg. 1868. VII sér. T. XI. N 16. 140 p.

Bunge A. Generis astragali species gerontogeae. Pars altera // Mém. Acad. Impér. Sci. St.-Pétersbourg. 1869. VII sér. T. XV. N 1. 254 p.

Kober R. Historische Studien aus dem Pharmakologischen Institute der Kaiserlichen Universität Dorpat. Halle und Saale, 1893. 482 S.

Pistohlkors G. von. Deutsche Geschihte in Osten Europas. Baltische Länder. Berlin. 2002. 608 S.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 9)

Стр.

ВОДОРОСЛИ — ALGAE

Cyclotella strelnikovae Genkal et Yarushina **sp. nov.** 1498

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© И. А. Губанов

SPECIES PLANTARUM: FLORA OF THE WORLD. PARTS 6—8: *JUNCACEAE* / COMPILED BY JAN KIRSCHNER. CANBERRA, 2002. PART 6: *ROSTKOVIA* TO *LUZULA*, I—VII. P. 1—237; PART 7: *JUNCUS* SUBG. *JUNCUS*, I—VIII. P. 1—336; PART 8: *JUNCUS* SUBG. *AGATHRYON*, I—VII. P. 1—192

I. A. GUBANOV (*A REVIEW*). SPECIES PLANTARUM: FLORA OF THE WORLD. PARTS 6—8: *JUNCACEAE* / COMPILED BY JAN KIRSCHNER. CANBERRA, 2002. PART 6: *ROSTKOVIA* TO *LUZULA*, I—VII. P. 1—237; PART 7: *JUNCUS* SUBG. *JUNCUS*, I—VIII. P. 1—336; PART 8: *JUNCUS* SUBG. *AGATHRYON*, I—VII. P. 1—192

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Ленинские горы, биологический факультет, Гербарий
E-mail: balandin@herba.msu.ru
Поступила 09.12.2003

Спустя полтора века после завершения знаменитого 17-томного «Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis...» (1824—1873) A. P. de Candolle, в котором охарактеризована вся мировая флора, выявленная к тому времени, и через век после начала еще более капитального издания — «Das Pflanzenreich: Regni vegetabilis conspectus...» (1900—1953), организованного A. Engler', предпринята новая попытка обзора всего разнообразия растений Земли. На этот раз для осуществления такого грандиозного проекта создан Международный комитет из более чем 40 видных ботаников (в него входит один российский представитель — Д. В. Гельтман), который разработал концепцию издания, пригласил специалистов для обработки конкретных таксонов, координирует эту весьма непростую в организационном плане работу. Публикацию готовых томов на английском языке взяло на себя научное Биологическое сообщество Австралии (Australian Biological Resources Study).

Как явствует из информации, помещаемой на одной из обложек каждой книги этой серии, к настоящему времени вышли в свет обработки 6 семейств: в 1999 г. — *Irvingiacea*, *Stangeriaceae*, *Welwitschiaceae*, в 2001 — *Schisandraceae*, *Prioniaceae* и в 2002 — *Juncaceae*, предмет нашей рецензии, по сути дела первое крупное семейство, охарактеризованное в данном проекте.

Семейство ситниковых, согласно рецензируемой сводке, включает 7 родов, весьма неодинаковых по числу составляющих видов. Самый большой род *Juncus* насчитывает 311 видов, второй по видовому разнообразию *Luzula* —115, *Oxychloë* — 5, *Marsippospermum* — 4, *Distichia* — 3, *Rostkovia* — 2, *Patosia* — 1. Обработку семейства осуществила «бригада»из 20 юнкологов, ведущих исследования в университетах и научных центрах разных стран. Общее руководство составлением сводки и ее редактирование провел J. Kirschner (Ин-т ботаники АН Чехии, Прага) при участии S. Snogerup (Ботанический музей в г. Лунде, Швеция), В. С. Новикова (Ботанический сад МГУ, Россия) и L. Ahti (Университет в г. Хельсинки, Финляндия). В авторском коллективе заметную роль сыграли 2 русских систематика. В. С. Новиков помимо редакторских обязанностей обработал секции *Ozophyllum*, *Steirochloa*, *Juncotypus* рода *Juncus*, а также принял участие в ревизии рода *Luzula* — охарактеризовал виды и подвиды, распространенные на территории России (с прилежащими районами Кавказа) и Центральной Азии (включая привычные нам Среднюю Азию и Казахстан). С. С. Симонов — соавтор обработок sect. *Ozophyllum* и *Steirochloa* рода *Juncus* (преимущественно таксонов, обитающих на территории бывшего СССР).

В каждой из 3 рецензируемых частей (parts) первые страницы, обозначенные римскими цифрами, содержат информацию общего характера: сведения об авторах и редакторах данного тома, персональный состав Species Plantarum Steering Committee, предисловие и т. п. Страницы, пронумерованные арабскими цифрами, заняты собственно систематическим материалом.

Part 6 содержит общую характеристику семейства (весьма краткую, занявшую всего 1.5 страницы) и обработки 6 родов (всех, кроме *Juncus*). Общие сведения о семействе, как и полагается, открываются его названием с цитатой первоописания «*Juncaceae* Juss., Gen. Pl. 43 (1789)», указанием типа — *Juncus* L., далее следуют морфологическое описание, информация о составе семейства (7 родов, 440 видов), список важнейших литературных источников, ключ для определения родов. После этого следуют обработки 5 небольших родов, обитающих исключительно в южном полушарии, преимущественно в Южной Америке: *Rostkovia* (p. 2—5, 1 рис.), *Marsippospermum* (p. 5—8, 1 рис.), *Oxychloë* (p. 9—12, 1 рис.), *Patosia* (p. 13—14, 1 рис.), *Distichia* (p. 3, 15—18, 2 рис.). Основной объем книги занимает характеристика космополитного рода *Luzula* (p. 19—188, 30 рис.). Книгу завершает атлас из 173 схематических карт, на которых точечным методом показано распространение таксонов (по одному на каждой карте), охарактеризованных в данном томе (p. 189—228). Заканчивается книга подробным индексом употребленных названий (p. 229—237).

Описание рода *Juncus* и входящих в него 311 видов составили следующие 7-я и 8-я части издания. Эти книги построены в общем так же, как и рассмотренная выше часть 6. Subgen. *Juncus* (part 7) иллюстрирован 79 рисунками (figure 36—114 — нумерация рисунков во всех 3 частях сквозная) и 230 картами (map 174—404, их нумерация также сквозная); subgen. *Agathryon* (part 8) — 30 рисунками (figure 118(!)—148, непонятно, где fig. 115—117) и 132 картами (map 405—537).

Каждый род, а в составе родов *Luzula* и *Juncus* также подроды и секции, охарактеризованы по традиционной для таких сводок схеме: латинское название с указанием автора и цитатой источника первоописания, синонимы с номенклатурными цитатами, обозначения типов принимаемого названия и важнейших синонимов, морфологическое описание, число входящих в данный таксон видов и общее распространение таксона, ключ для определения видов. В полиморфных родах *Luzula* и *Juncus* определение двухступенчатое: при родовой характеристике даны ключи для определения подродов и секций (в роде *Luzula* 7 секций, в роде *Juncus* — 10), а характеристики секций заканчиваются ключами для определения видов.

Схема описания видов, а также подвидов и пронумерованных разновидностей в родах *Luzula* и *Juncus* также вполне традиционна: латинское название с фамилией автора и цитатой источника первоописания; синонимы с номенклатурными цитатами; этикетка типа с указанием места хранения; если название основано на комбинации, приводится тип базионима (к сожалению, во многих случаях «адрес» типового образца дан в весьма сжатой форме); перечень ботанически верных, по мнению автора обработки, иллюстраций данного таксона в известных литературных источниках (с удовлетворением можно отметить, что приводится и российская литература: «Флора СССР», «Флора Сибири», «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» и др.); перечень карт, содержащих ареалы или местонахождения характеризуемого таксона (опять же отмечу, что в этих списках не забыты и российские источники, в особенности «Флора Сибири»); морфологическое описание, распространение (общее, типа «от Средней Азии до Дальнего Востока», и более детальное путем перечисления стран, в которых данный таксон достоверно известен); указание номера карты распространения, помещенной в конце тома, и тексты этикеток образцов, изученных авторами и нанесенных на эту карту (использованы и образцы из российских травохранилищ, правда, в очень умеренном объеме); примечания (заметки) систематического и географического характера. На мой взгляд, заслуживают похвалы рисунки. Каждый из них представляет таблицу на целую страницу, на которой изображен 1 вид или подвид (редко 2). Как правило, показан общий облик растения и диагностические детали: соцветия, цветки, пестики, тычинки, плоды, семена и пр.

Многие рисунки заимствованы из других книг, о чем имеются ссылки.

В родах *Luzula* и *Juncus* виды расположены в порядке системы — по подродам и секциям. Многочисленные межвидовые гибриды перечислены в конце каждой секции под бинарными названиями (лишь немногие их не имеют) с указанием родителей и краткими заметками. Однако гибриды не нумерованы, следовательно фактическое число таксонов в каждом томе значительно больше, чем обозначено под номерами. В ключи для определения гибриды не включены. Число охарактеризованных таксонов увеличивается и за счет подвидов и разновидностей, которые выделены в ряде видов. Так, в 6-й части даны полноценные описания 43 подвидов и 23 разновидностей рода *Luzula*; в 7-й — 40 подвидов и 13 разновидностей подрода *Juncus* рода *Juncus*; в 8-й — 33 подвида подрода *Agathryon* рода *Juncus*. Для определения подвидов и разновидностей приведены особые ключи в конце описания соответствующих видов. В таких случаях дано описание вида по обычной схеме, далее идет ключ для определения внутривидовых таксонов, после чего они характеризуются по той же схеме, что и виды, им присвоены номера с буквенным индексом (22a, 22b). В конце каждой секции приведен перечень сомнительных и невыясненных названий.

В каждой части публикуется перечень таксонов, для которых J. Kirschner в данной сводке выбрал лектотипы или предложил неотипы. В 6-й части таковой перечень содержит 40 названий (p. 188), в 7-й — 50 (p. 271—272), в 8-й — 27 (p. 148).

Безусловно, нельзя не приветствовать замысел проекта и успешное начало его осуществления. Нужно постараться, чтобы хотя бы основные ботанические центры нашей страны сумели приобретать выходящие тома.

Однако, по моему мнению, не следует переоценивать обработку ситниковых и считать ее неким эталоном. Поскольку к работе в качестве авторов было привлечено большое число специалистов (20!), конечно, трудно обеспечить полное единообразие обработок. Это проявилось прежде всего в понимании объема таксонов: одни специалисты проповедуют достаточно дробное понимание вида, тогда как другие придерживаются политипической концепции, и ряд таксонов, признававшихся хорошими видами, низвели в ранг подвидов и даже разновидностей. В описаниях таксонов тоже виден некоторый разнобой — одни авторы морфологию растений рассматривали тщательно, другие — более кратко (в некоторых случаях, по сути дела, ограничивались переводом первоописания на английский язык), зато более пространно показали распространение таксона, третьи посчитали необходимым обеспечить полноту синонимики и т. п. Недостатком сводки мне показался и подход к составлению карт распространения — каждый автор по своему разумению отобрал всего несколько (редко порядка двух десятков) образцов и только их этикетки привел в тексте и показал точками на карте. Для растений, ареал которых невелик, это не очень заметно, а вот для видов с широким ареалом карты выглядит просто несуразно — по нескольку местонахождений на континенте для массово распространенных таксонов. Вероятно, следовало бы на картах давать не только точки, но и очерчивать ареал линиями.

Тем не менее рецензию хочется завершить мажорно — создана полноценная сводка, вобравшая в себя практически все существенное, что известно о ситниковых на сегодня. Конечно, это не монография, но весьма нужная и полезная работа, выполненная авторитетными знатоками семейства. Несомненно, она будет долго служить важным пособием и руководством для систематиков растений, фитогеографов и флористов.

УДК 019.941 : 002.01. : 58

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 9

© Б. М. Миркин,[1] Л. Г. Наумова[2]

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АЛЬПИЙСКИХ СООБЩЕСТВ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА / ПОД РЕД. ПРОФ. В. Н. ПАВЛОВА. М., 2003. 200 С. (ТР. ТЕБЕРДИНСКОГО ГОС. БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА. ВЫП. 20)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA (*A REVIEW*). THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF ALPINE COMMUNITIES OF THE TEBERDA RESERVE / ED. BY PROF. V. N. PAVLOV. MOSCOW, 2003. 200 P. (TRANSACTIONS OF THE TEBERDA RESERVE, 20)

[1] Башкирский государственный университет
450054 Уфа, ул. Фрунзе, 32
E-mail: geobot@bashnet.ru
[2] Башкирский государственный педагогический университет
450000 Уфа, ул. Октябрьской Революции, 3а

Поступила 02.02.2004

Заповедники — это охраняемые природные территории, где наиболее эффективно охраняются экосистемы и их биоразнообразие. Кроме того, заповедники традиционно являются научными полигонами, где изучаются флора, фауна, почвы, биоценозы и т. д. Такие исследования проводятся во всех 100 заповедниках России, но абсолютным лидером, безусловно, является Тебердинский заповедник. На протяжении 25 лет там проводят исследования ученые биологического и почвенного факультетов Московского государственного университета, в первую очередь с кафедры геоботаники, которую в период работы в Теберде возглавляли Т. А. Работнов и В. Н. Павлов.

Рецензируемый сборник посвящен юбилею организации исследований природы заповедника, его авторский коллектив включил 21 исследователя не только из МГУ (А. А. Аксенова, О. В. Блинкова, М. С. Блинников, М. А. Герасимова, К. А. Голиков, Т. Г. Елумеева, С. А. Зенякин, О. В. Каренгина, Н. В. Любезнова, М. И. Макаров, В. Г. Онипченко, В. Н. Павлов), но и Заповедника (Д. С. Салпагаров, У. А. Семенов), естественно-географического факультета Карачаево-Черкесского государственного педагогического университета (Р. Б. Аджиева, О. М. Батчаева, Л. М. Маршанова, М. С. Текеева, М. А. Эбзеева), Института математических проблем биологии РАН (Пущино, А. В. Егоров) и Пущинского государственного университета (А. А. Захаров). Несмотря на столь большой и формально разобщенный коллектив авторов, за счет единого подхода и удачной структуры сборник отличается целостностью содержания и воспринимается как монография.

Сборник открывается статьей «25-летие научного содружества Тебердинского заповедника и Московского университета: история комплексных исследований высокогорных экосистем» (В. Н. Павлов, В. Г. Онипченко, Д. С. Салпагаров, У. А. Семенов, М. И. Макаров, Т. Г. Елумеева). Авторы пишут о том, что альпийские сообщества Тебердинского заповедника — одни из наиболее изученных в мире высокогорных экосистем, имеющие длительные ряды наблюдений и экспериментов на постоянных площадках.

Высокогорные экосистемы Заповедника оказались удобным объектом исследований, так как за счет рельефа на ограниченной площади сконцентрировано высокое разнообразие экосистем, которые хорошо сохранились. Главной целью исследований являются 4 типа сообществ, представляющие наиболее важные составляющие растительности в интервале высот 2650—2800 м. Это альпийские лишайниковые пустоши, пестроовсяницевые луга, гераниево-копеечниковые луга, альпийские ковры.

Программа изучения природы Заповедника включала 3 основных раздела-подхода: описательный (инвентаризация флоры и растительности, описание климатических и почвенно-гидрологических условий, характеристика структуры сообществ и т. п.), динамический (наблюдения за естественной динамикой альпийских сообществ на постоянных площадках, изучение истории формирования сообществ и т. п.) и экспериментальный (анализ взаимоотношений между компонентами фитоценозов, а также воздействий факторов среды на альпийские сообщества). Публикации в рамках этих подходов, которые в свою очередь разделены на 45 «субподходов», систематизированы в таблице 1. Столь дробная рубрикация результатов позволяет легко находить нужную работу (их полный список включен в сборник).

Заповедник был «кузницей» кадров высшей квалификации; за 25 лет по результатам его изучения было написано 10 кандидатских работ (в их числе работа Г. А. Покаржевской, выполненная под руководством Е. Ван дер Мареля и В. Г. Онипченко и защищенная на степень доктора философии в Швеции). В список включена также докторская диссертация В. Г. Онипченко (защищена в 1996 г.; свою кандидатскую диссертацию по результатам исследования лишайниковых пустошей Заповедника под руководством Т. А. Работнова, Онипченко защитил в 1984 г.). В целом анализ приведенного списка публикаций (195 работ) и содержания сборника показывает, что именно Онипченко был и остается главным «движителем» исследований высокогорных экосистем Теберды, он является автором и соавторов более половины публикаций, значительная часть которых англоязычная, в том числе двух монографий, опубликованных в авторитетной серии трудов Рюбелевского института в Швейцарии. Высокий уровень этих работ отмечен в некоторых рецензиях (Миркин, Соломещ, 1996; Ишбирдин и др., 2003).

В следующей статье — С. А. Зенякина[1] и М. И. Макарова «Примитивные щебнистые почвы субнивального пояса Тебердинского заповедника» — характеризуются особенности почв под исследуемыми растительными сообществами. Авторы показывают, что характеристики всей совокупности этих почв нивелируются влиянием экстремальных условий, однако выделяется 2 варианта, формирующиеся на открытых пространствах и в расщелинах скал.

---

[1] Авторы посвятили книгу памяти Сергея Зенякина, трагически погибшего в горах Северной Осетии, и поместили в ней его фотографию.

Интересная статья А. В. Егорова и В. Г. Онипченко «Ревизия субнивальной флоры Тебердинского заповедника» названа неудачно. Никакой ревизии флоры авторы не проводили, речь в статье идет об эколого-фитоценотической характеристике 160 видов цветковых, распространенных в субнивальном поясе. В таблице 3.1 утерян заголовок, вместо которого даны примечания. Тем не менее эти досадные оплошности не вредят содержанию статьи. Наиболее ценные данные — о верхней границе распространения цветковых растений, которая проходит на высоте около 3750 м. Общее число видов, отмеченных у верхнего предела распространения, ограничено 15 (*Saxifraga exarata*, *S. sibirica*, *Draba frigida*, *D. siliquosa*, *Minuartia imbricata*, *Primula amoena*, *Senecio karjaginii*, *Potentilla gelida*, *Carum caucasicum*, *Hyalopoa pontica* и др.). Авторы допускают, что в дальнейшем этот список может быть расширен.

Аналогичные данные об экологических закономерностях лихенобиоты приводятся в статье «Распространение макролишайников на территории Тебердинского заповедника» (О. В. Блинкова). Виды традиционно разделены на группы по связи с субстратом (эпифиты, эпиксилы, эпигеоиды, эпилиты). В результате анализа распределения видов этих групп по 5 высотным поясам — от среднегорного лесного (1200—1600 м) до субнивального (2850—3151 м) — показано, что общее число видов макролишайников снижается с 64 до 5. При этом эпиксилы исчезают с высоты 2000, а эпифиты — 2400 м. При переходе от среднегорного лесного к верхнегорному лесному поясу (1600—2000 м) количество эпиксилов возрастает от 7 до 23.

Очень интересна статья «Изменчивость биоморфологических признаков *Anthoxanthum odoratum* L. в различных сообществах альпийского пояса» (Н. В. Любезнова). Анализ произрастания клонов душистого колоска в разных условиях позволил выявить значительную пластичность злака за счет изменения демографических параметров — числа и размера генеративных и вегетативных побегов, количества метамер соцветий и др. При этом растения по-разному реагировали на абиотический (уменьшение количества всех побегов и увеличение длительности жизни растений) и биотический стрессы, порождаемые конкуренцией (уменьшение генеративных побегов и интенсивности кущения). Результаты демографических исследований приводятся также в статьях «Семенная продуктивность мытников (*Pedicularis*, *Scrophulariaceae*) альпийских сообществ Тебердинского заповедника» (Т. Г. Елумеева) и «Оценка надземной биомассы альпийских растений по биометрическим показателям» (О. В. Каренгина, М. С. Текеева, Л. М. Маршанова).

В двух статьях — «Оценка влияния мытника (*Pedicularis* L.) на окружающие растения в альпийских сообществах Тебердинского заповедника» (Т. Г. Елумеева) и «Оценка влияния *Trifolium polyphyllum* на состав альпийских пустошей» (А. А. Аксенова, В. Г. Онипченко) — анализируются взаимоотношения видов путем сопоставления фрагментов сообществ, где есть вид-мишень и где он отсутствует. Полученные выводы реалистичны и показывают, что вклад взаимоотношений растений в организацию растительных сообществ невелик даже в микромасштабе. Из числа мытников только *P. comosa* несколько увеличивал видовое богатство за счет подавления виолентности доминантов. Исследованный вид клевера обладает низким уровнем мутуализма с бактериями-азотфиксаторами и по этой причине влияет на ценоячейку сообщества, в которую он входит, не улучшением условий обеспечения почвы азотом, а как достаточно сильный конкурент, способный подавлять конкурентнослабые виды.

Бесспорный интерес представляет статья «Оценка изменения условий среды вдоль градиента мощности снежного покрова на альпийских коврах с помощью шкал Э. Ландольта» (М. А. Герасимова, А. А. Захаров, В. Г. Онипченко). Метод прекрасно «работает» на Кавказе и позволяет выявлять вариацию почв по таким факторам, как влажность, кислотность, содержание элементов минерального питания.

В двух статьях — «Экспериментальная оценка роли светового фактора в сезонной динамике альпийских сообществ Тебердинского заповедника» (А. А. Аксенова, В. Г. Онипченко, М. С. Блинников) и «Демутационная динамика альпийских лишайниковых пустошей после экспериментального затенения» (К. А. Голиков, В. Г. Онипченко) — показаны действие и последействие искусственного затенения на растительные сообщества. Сукцессии под влиянием затенения исследовались в течение 12 лет, процесс мутации — в течение 10 лет. Полученные данные хорошо иллюстрируют индивидуалистическую гипотезу Г. Глисона: различные виды в разных условиях неодинаково реагируют на затенение. Процесс демутации протекает столь медленно, что полная флористическая насыщенность сообществ отмечалась лишь через 8 лет после элиминации фактора затенения.

Восстановление растительного сообщества после нарушения «своим» фактором, напротив, протекает очень быстро, так как в его составе есть достаточное количество видов-эксплерентов, которые выступают в качестве ремонтной бригады и быстро замещаются основными видами сообщества («Демутационная динамика гераниево-копеечниковых лугов после пороев кабанов», О. М. Батчаева).

Статья «Влияние засухи на восстановление альпийских фитоценозов Тебердинского заповедника после локальных нарушений» (К. А. Голиков, О. М. Батчаева, В. Г. Онипченко) содержит результаты экспериментов, которые выполнены с использованием метода, являющегося классическим для экспериментальной фитоценологии — анализ последствий удаления надземной части растений на фрагменте сообщества. Засуха резко замедляла восстановительную сукцессию. Впрочем, иного трудно было ожидать.

Вполне очевиден и вывод из исследований, результаты которых приведены в статье «Влияние засухи на отавность альпийских растений» (Р. Б. Аджиева, В. Г. Онипченко): засуха снижает отавность. Это известно любому пастуху, который знает, что в год засухи ждать обильного пастбищного корма во второй половине лета не приходится.

Сборник завершает статья «Экспериментальный подсев *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* в фитоценозы альпийских ковров Тебердинского заповедника» (М. А. Эбзеева), в которой описаны результаты еще одного классического эксперимента для оценки флористической неполночленности сообществ и возможности включения в их состав дополнительных видов. Как и следовало ожидать, естественные ненарушенные сообщества почти полностью закрыты от внедрения новых видов. Это также известно практикам-луговодам, которые перед посевом ценных трав в естественные травостои нарушают их дискованием дернины.

В заключение остается поздравить коллектив исследователей экосистем Тебердинского заповедника с юбилеем.

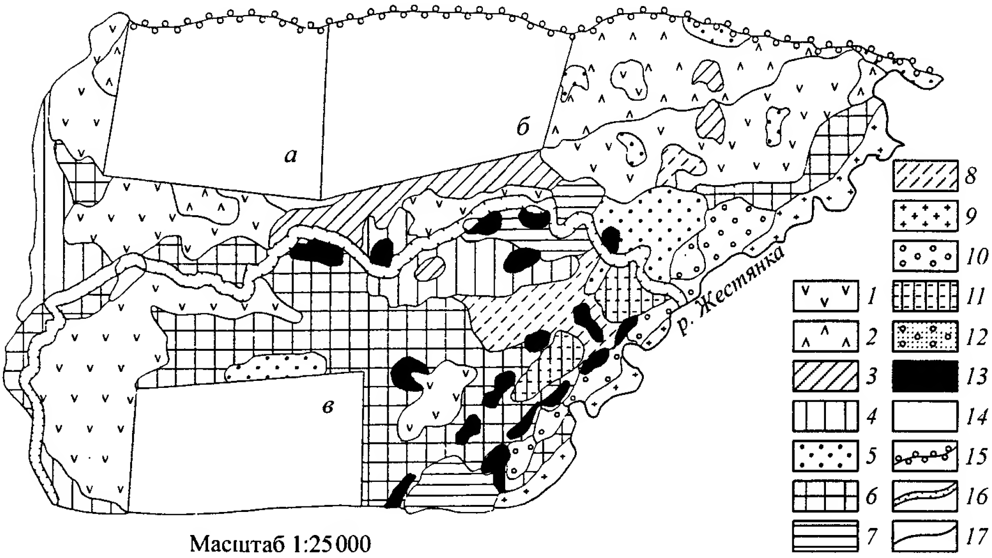
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ишбирдин А. Р., Миркин Б. М., Наумова Л. Г. V. G. Onipchenko. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Nordwestern Caucasus. English edition by K. Thompson // Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rubel, in Zurich. 2002. Heft 130. 168 S. (*В. Г. Онипченко.* Альпийская растительность Тебердинского заповедника, Северо-западный Кавказ / Англ. ред. К. Томпсона. 2002. 168 с.) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 163—165.

Миркин Б. М., Соломещ А. И. Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus // Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochshule, Stiftung Rubel, in Zurich. 1994. Heft 115. 118 S. (Экспериментальные исследования альпийских растительных сообществ Северо-западного Кавказа. 1994. 118 с.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 47. С. 101—103.

ОТ РЕДАКЦИИ

В № 6 за 2004 г. в статье Г. С. Малышевой и П. Д. Малаховского «Разнообразие степей Саратовского Заволжья и их современное состояние» на стр. 975 был напечатан рисунок, содержащий неточные сведения. Публикуем новый рисунок.



Картосхема растительного покрова участка «Сухая степь».

Ассоциации: *1* — Stipetum lessingianae—Festucosum valesiacae (типчаково-ковылковая); *2* — Stipetum lessingianae–Festucosum valesiacae—Stiposum capillatae (типчаково-тырсово-ковылковая); *3* — Stipetum lessingianae–Stiposum capillatae (тырсово-ковылковая); *4* — Stipetum capillatae–Stiposum lessingianae (ковылково-тырсовая); *5* — Festucosum valesiacae (типчаковая); *6* — Festucetum valesiacae–Stiposum lessingianae (ковылково-типчаковая); *7* — Festucetum valesiacae–Stiposum capillatae (тырсово-типчаковая); *8* — Festucetum valesiacae—Stiposum capillatae–Festucosum valesiacae (тырсово-ковылково-типчаковая); *9* — Festucetum valesiacae—Artemisiosum austriacae (полынково-типчаковая). Сообщества комплекса: *10* — Festucetum valesiacae–Artemisiosum lerchianae (белополынно-типчаковое); *11* — Artemisietum pauciflorea–Festucosum valesiacae (типчаково-чернополынное); *12* — Tanacetietum achilleifoliae–Mictoherbosum (злаково-ромашниковое). *13* — кустарниковые микрогруппировки с караганой; *14* — залежи: *а* — пырейная с солодкой, *б* — полынно-типчаковая, *в* — полынная; *15* — лесополоса; *16* — балочный комплекс; *17* — р. Жестянка.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 9)

Page

Savinov I. A. The comparative morphology of reproductive organs in the context of taxonomy of *Celastraceae* family 1385

COMMUNICATIONS

Patova E. N. *Cyanophyta* in waterbodies and soils of the Eastern European tundras . . . 1403
Butakova E. A., Stanislavskaya E. V. The periphyton of the Iset River basin 1420
Plusnin S. N. Morphological adaptation of the lichen *Stereocaulon alpinum* (*Stereocaulaceae*) in tundra ecosystems 1437
Malysheva N. V. The lichens of surface thoroughfares of St. Petersburg 1453
Ishbirdin A. R. Ecological and geographical regularities of the synanthropic flora of Russia. II. Classification-ordination analysis of regional alliances of synanthropic floras 1456
Melnikova A. B., Makhinov A. N. On the record of *Microbiota decussata* (*Cupressaceae*) at uncommonly low altitude 1470
Barysheva O. V. The vegetation of the rocky outcrops in the Tom River valley 1473
Shvetsova N. E. Flowering and pollination biology of *Armeniaca sibirica* (*Rosaceae*) in the Transbaicalia 1479
Pridacha V. B., Sazonova T. A. Age changes and ratio of nitrogen, phosphorus and potassium contents in the organs of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (*Pinaceae*) 1486

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Gencal S. I., Yarushina M. I. New species of the genus *Cyclotella* (*Bacillariophyta*) from the Polar Ural lakes 1497

CHROMOSOME NUMBERS

Knyazeva S. G., Muratova E. N. The database «The chromosome numbers of gymnosperms» 1502

HISTORY OF SCIENCE

Yurkovskaya T. K. The Komarov Botanical Institute as a centre of arising and development of geobotanical cartography in Russia 1509
Sytin A. K. On the bicentenary of Alexander von Bunge 1514
Index of new plant names 1527

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Gubanov I. A. (*A review*). Species Plantarum: Flora of the World. Parts 6—8: *Juncaceae* / Compiled by Jan Kirschner. Canberra, 2002. Part 6: *Rostkovia* to *Luzula*, I—VII, p. 1—237; part 7: *Juncus* subg. *Juncus*, I—VIII, p. 1—336; part 8: *Juncus* subg. *Agathryon*, I—VII, p. 1—192 1528
Mirkin B. M., Naumova L. G. (*A review*). The structural and functional organization of alpine communities of the Teberda Reserve / Ed. by Prof. V. N. Pavlov. Moscow, 2003. 200 p. (Transactions of the Teberda Reserve, 20) 1531

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 9)

Стр.

Савинов И. А. Сравнительная морфология репродуктивных органов в связи с систематикой семейства *Celastraceae* 1385

СООБЩЕНИЯ

Патова Е. Н. *Cyanophyta* в водоемах и почвах восточноевропейских тундр 1403
Бугакова Е. А., Станиславская Е. В. Перифитон бассейна реки Исеть (Свердловская область) 1420
Плюснин С. Н. Морфологическая изменчивость лишайника *Stereocaulon alpinum* (*Stereocaulaceae*) в тундровых экосистемах 1437
Малышева Н. В. Лишайники транспортных магистралей Санкт-Петербурга 1453
Ишбирдин А. Р. Эколого-географические закономерности синантропной флоры России. II. Анализ региональных синантропных флор 1456
Мельникова А. Б., Махинов А. Н. О нахождении *Microbiota decussata* (*Cupressaceae*) на необычно низкой высоте над уровнем моря 1470
Барышева О. В. Растительность каменистых обнажений в долине реки Томь 1473
Швецова Н. Е. Биология цветения и опыления *Armeniaca sibirica* (*Rosaceae*) в Забайкалье 1479
Придача В. Б., Сазонова Т. А. Возрастные изменения содержания и соотношения азота, фосфора и калия в органах *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (*Pinaceae*) 1486

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Генкал С. И., Ярушина М. И. Новый вид *Cyclotella* (*Bacillariophyta*) из озер Полярного Урала 1497

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Князева С. Г., Муратова Е. Н. База данных «хромосомные числа голосеменных растений» 1502

ИСТОРИЯ НАУКИ

Юрковская Т. К. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН — центр становления и развития геоботанического картографирования в России 1509
Сытин А. К. Александр Андреевич Бунге (к 200-летию со дня рождения) 1514
Указатель новых названий растений 1527

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Губанов И. А. Species Plantarum: Flora of the World. Parts 6—8: *Juncaceae* / Compiled by Jan Kirschner. Canberra, 2002. Part 6: *Rostkovia* to *Luzula*, I—VII, p. 1—237; part 7: *Juncus* subg. *Juncus*, I—VIII, p. 1—336; part 8: *Juncus* subg. *Agathryon*, I—VII, p. 1—192 1528
Миркин Б. И., Наумова Л. Г. Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника / Под ред. проф. В. Н. Павлова. М., 2003. 200 с. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 20) 1531

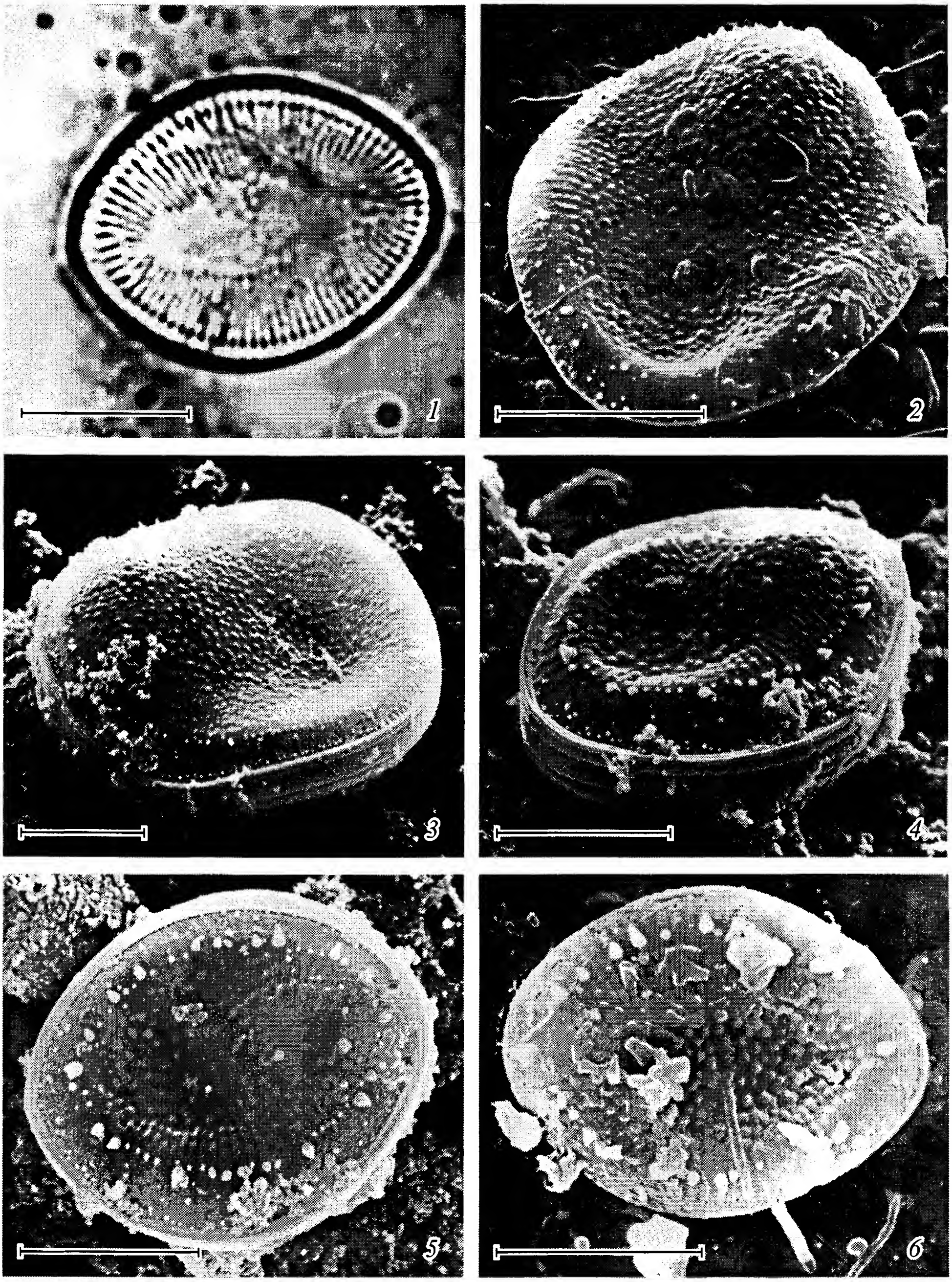


Таблица I. Вариации внешней поверхности и формы створок *Cyclotella strelnikovae*.

1 — СМ, *2—6* — СЭМ. Масштабная линейка — 10 мкм.

К с. 1497

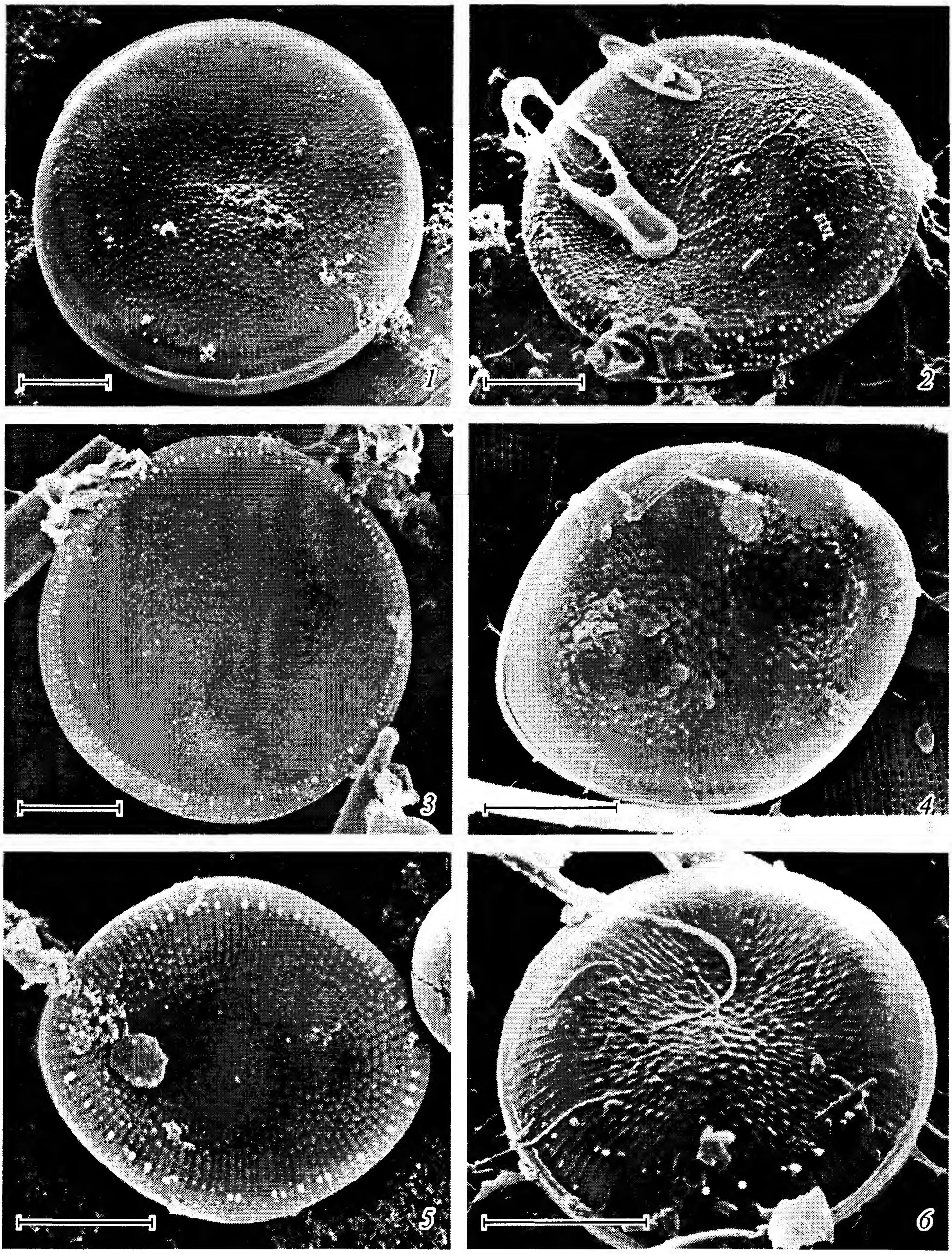


Таблица II. Вариации внешней поверхности и формы створок *Cyclotella strelnikovae* (СЭМ). Масштабная линейка — 10 мкм.

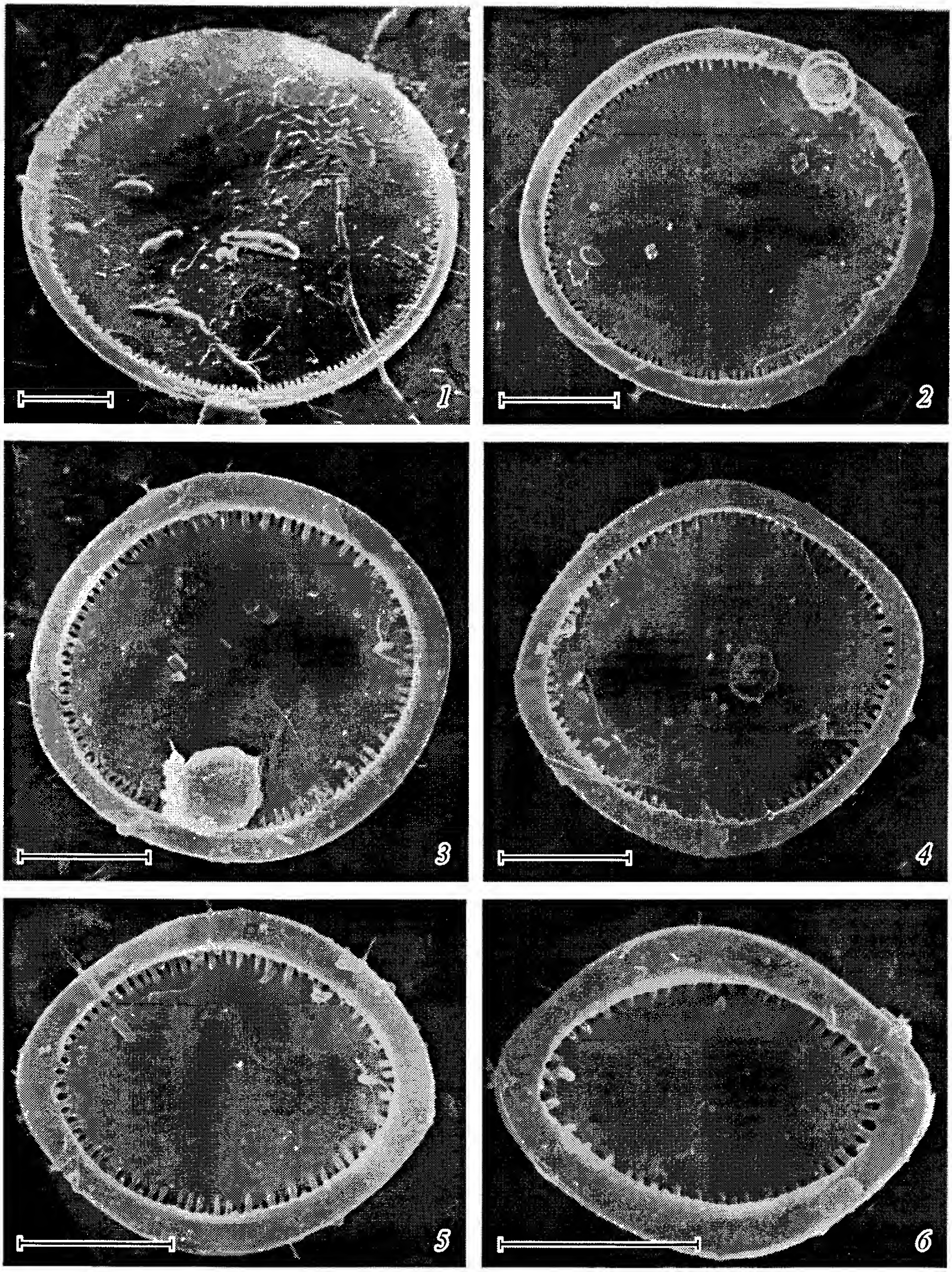


Таблица III. Вариации внутренней поверхности створок *Cyclotella strelnikovae* (СЭМ). Масштабная линейка — 10 мкм.

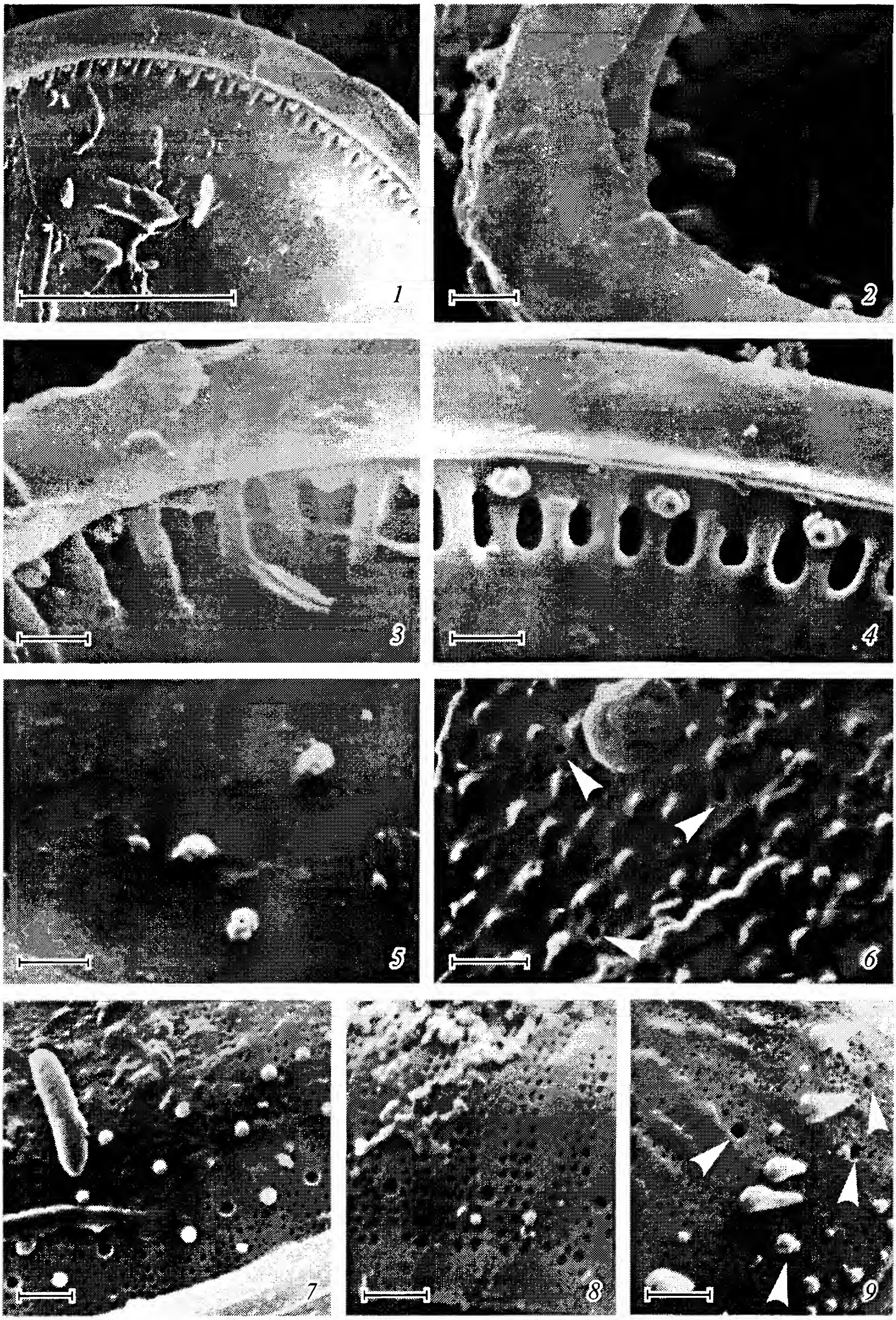


Таблица IV. *Cyclotella strelnikovae* (СЭМ).

1—4 — краевые выросты с опорами и двугубый вырост с внутренней поверхности; *5* — центральные выросты с опорами с внутренней поверхности; *6* — отверстия центральных выростов с опорами с внешней поверхности (*стрелки*); *7*, *8* — загибы створки с отверстиями краевых выростов с опорами с внешней поверхности; *9* — загиб створки с внешней поверхности с шипами, гранулами, отверстиями двугубого и краевых выростов (*стрелки*). Масштабные линейки: *1* — 10 мкм, *2—9* — 1 мкм.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 9. 1385—1536.